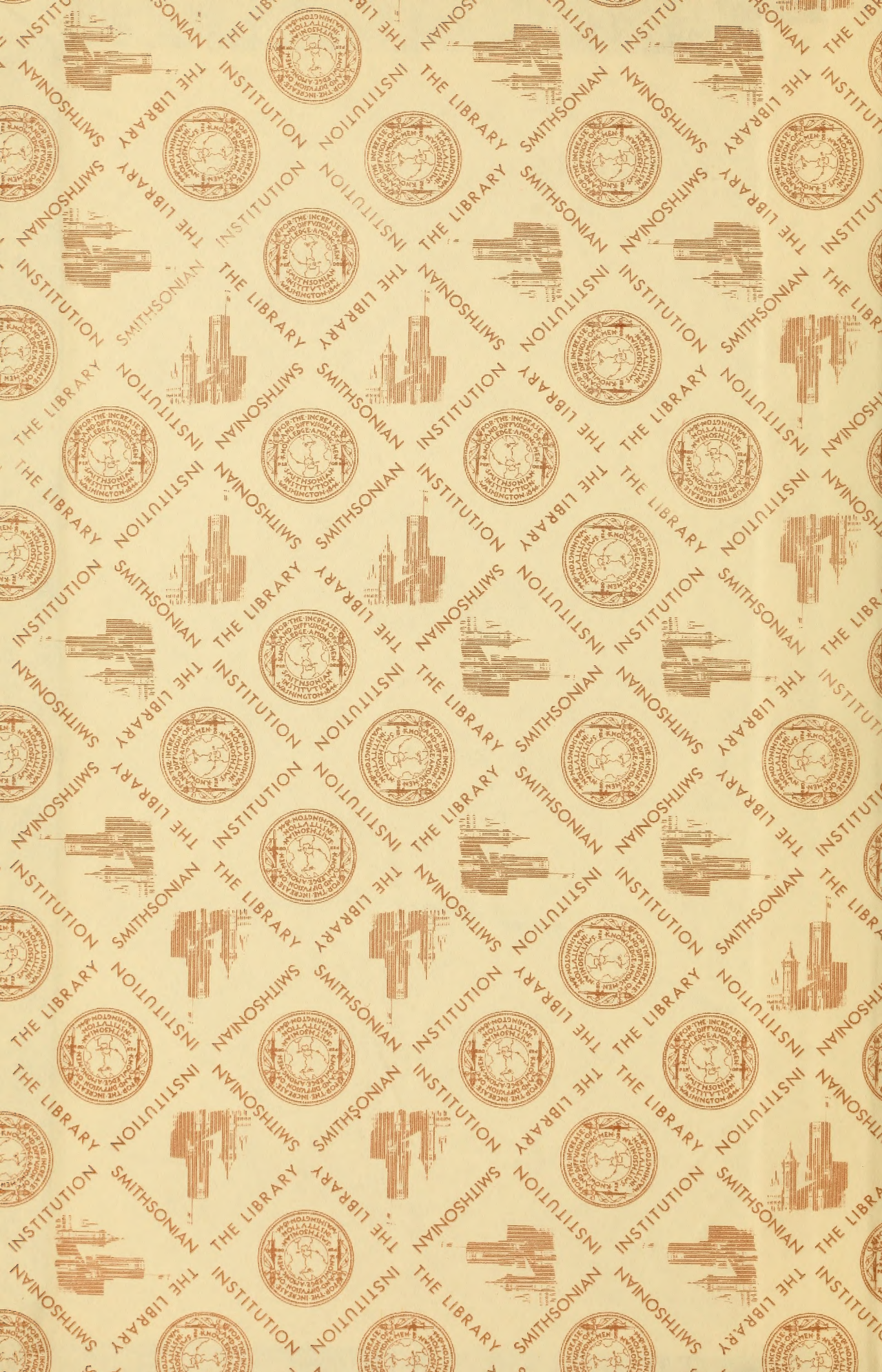

THE LIBRARY
SMITHSONIAN
INSTITUTION

SMITHSONIAN INSTITUTION THE LIBRARY

48
590.543
G228
38

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG
FÜR
ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN
VON
PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN

EINUNDDREISSIGSTER BAND

MIT 4 TAFELN UND 98 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1912

222207

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

Inhalt.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 12. Dezember 1911.)

Seite

Becher, Siegfried, Untersuchungen über nichtfunktionelle Korrelation in der Bildung selbständiger Skeletelemente. Mit 64 Abbildungen im Text 1

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 11. Januar 1912.)

Hoppe, Julian, Die Atmung von Notonecta glauca. Mit Tafel 1—2 189

Oetcke, Ernst, Histologische Beiträge zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei den Araneiden. Mit Tafel 3 und 2 Abbildungen im Text 245

Clementi, Antonino, Sui Meccanismi Nervosi che regolano la Coordinazione dei Movimenti Locomotorii nei Diplopodi. Con 8 figure nel testo 277

Kosminsky, Peter, Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge. Mit Tafel 4 297

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 15. März 1912.)

Greil, Alfred, Über allgemeine Richtlinien des Entwicklungs- und Vererbungsproblems 303

Viertes Heft.

(Ausgegeben am 1. April 1912.)

Seite

DEMOLL, REINHARD und LUDWIG SCHEURING, Die Bedeutung der Ocellen der Insecten. Mit 23 Abbildungen im Text . . . 519

HESS, C., Untersuchungen zur Frage nach dem Vorkommen von Farbensinn bei Fischen. Mit 1 Abbildung im Text 629

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG
FÜR
ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN
VON
PROF. Dr. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN

EINUNDDREISSIGSTER BAND

ERSTES HEFT

MIT 64 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1911

Inhaltsübersicht.

Seite

Becher, Siegfried, Untersuchungen über nichtfunktionelle Korrelation in der Bildung selbständiger Skeletelemente. Mit 64 Abbildungen im Text 1

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**

Soeben erschien:

Vergleichende Physiologie.

Von

August Pütter,

Dr. phil. et med., Professor in Bonn.

Mit 174 Abbildungen im Text. (VIII und 721 S. gr. 8°.)

1911. Preis: 17 Mark, gebunden 18 Mark.

Inhalt: **Einleitung.** Begriff u. Aufgabe der vergleichenden Physiologie. — I. Kap.: **Das Substrat der Lebensvorgänge.** 1. Die physikalische Beschaffenheit der lebendigen Substanz. 2. Der Stoffbestand der Organismen. 3. Die lebendigen Systeme. — II. Kap.: **Der Stoffwechsel.** 1. Der Betriebsstoffwechsel. 2. Der Baustoffwechsel. 3. Der Gesamtstoffwechsel. 4. Die Wirkung veränderter Bedingungen auf den Stoffwechsel. — III. Kap.: **Die Ernährung.** — IV. Kap.: **Der Stoffaustausch.** — V. Kap.: **Die Lebensbedingungen.** — VI. Kap.: **Die Energieumwandlungen.** — VII. Kap.: **Die Reizbeantwortungen.** — VIII. Kap.: **Die Sinnesorgane.** — IX. Kap.: **Das Nervensystem.** — X. Kap.: **Die Vergleichung der Organismen.** — Systematisches und Sachregister.

Ein Lehrbuch der vergleichenden Physiologie hat bisher gefehlt und es wird daher von allen Beteiligten mit Freuden begrüßt werden, daß Professor Pütter es unternommen hat, die Aufgabe zu lösen. In außerordentlich klarer und faßlicher Darstellung gibt der Verfasser ein Bild der Probleme und der allgemeinen Fragen nach dem Wesen des Lebens, die durch die Methode der Vergleichung ihrer Beantwortung näher gebracht werden sollen. Physiologen, Zoologen, Botaniker und alle übrigen Vertreter der biologischen Wissenschaften werden diesem Buche das größte Interesse entgegenbringen.

Soeben erschien:

Tierhaaratlas.

Von

Dr. **Hans Friedenthal**

in Nicolassee bei Berlin.

Mit 989 Abbildungen auf 16 mehrfarbigen und 19 einfarbigen Tafeln.

1911. Preis: 40 Mark.

Für die Erforschung der Behaarung hat Dr. Friedenthal bereits eine Reihe wertvoller Beiträge geliefert. Der neue Atlas gibt das Material zu einer vergleichenden Betrachtung. Den makroskopischen Bildern der verschiedenen Säugetierordnungen folgen zahlreiche mikroskopische Haarbilder, zusammen in den fast 1000 Abbildungen also ein Anschauungsmaterial, das seinesgleichen noch nicht hat. Zoologen, Anthropologen und Anatomen werden auch dieses neueste Werk des Forschers mit besonderer Freude begrüßen.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Untersuchungen über nichtfunktionelle Korrelation in der Bildung selbständiger Skeletelemente

und das Problem der Gestaltbildung in einheitlichen Protoplasmamassen.

Von

Dr. **Siegfried Becher,**
Privatdozent und Assistent am Zoologischen Institut in Gießen.

Mit 64 Abbildungen im Text.[1])

I. Einleitung.

Über die verschiedenen Arten von Korrelation und ihre Erklärung.

Das Vorkommen von Korrelation in der Gestalt der verschiedenen Skeletelemente eines Tieres ist eine den Biologen seit einem Jahrhundert geläufige Tatsache. Von der Zeit an, da G. Cuvier (1800 u. 1821) die Einheit der Organisation und die Korrelation der Teile zu Grundprinzipien seiner allgemein zoologischen Überzeugungen machte und an paläontologischen Funden die Fruchtbarkeit des Korrelationsprinzips in so überzeugender Weise dartat, hat die wechselseitige Abhängigkeit der verschiedenen Teile eines Organismus einen der bedeutungsvollsten Gegenstände von Lehre und Forschung gebildet.

1) Mit Ausnahme der Photographien Fig. A u. B weisen alle 61 übrigen Originalfiguren dieselbe Vergrößerung, 180 : 1, auf. Fig. O ist eine Kopie nach einer Abbildung von Woodland.

Auf dem Gebiete der Paläozoologie hat das Korrelationsprinzip seine höchsten Triumphe gefeiert; es fand allgemeine berechtigte Bewunderung, als man mit seiner Hilfe von der Gestalt weniger Skeletfundstücke auf das Aussehen anderer Teile und auf den Gesamthabitus ausgestorbener Tiere schließen lernte und als solche Schlüsse durch spätere reichere Funde bestätigt wurden. Ein Halswirbel konnte durch seine Länge und sonstige Ausbildung Anhaltspunkte für Annahmen über die Ausbildung der Vorderbeine darbieten; denn zwischen Halslänge und Schulterhöhe besteht bei Säugetieren zuweilen eine enge Beziehung. Der vorderste Halswirbel (Atlas) konnte durch Einzelheiten der Gestalt zu Vermutungen über Kopf- und Körperhaltung Anlaß geben und eventuell sogar Schlüsse über die Ausbildung der hinteren Extremität nahelegen. So wurden scheinbar unwichtige Teile, Zähne, Unterkieferteile, Fußwurzelknochen oder dgl., im Lichte der durch das Korrelationsprinzip geschärften Betrachtungsweise zu hochbedeutsamen Urkunden.

Allerdings waren solche Schlüsse nicht selten mehr auf den bekannten „Bauplan" einer Tiergruppe gegründet als auf eine eigentlich korrelative Abhängigkeit verschiedener Körperteile. Wenn man aus dem versteinerten Fund einer stark heterocerken Schwanzflosse mit Hornstrahlen schließt, daß der Träger dieses Organs die Haut mit Placoidschuppen besetzt hatte, so gründet sich dieser Schluß auf die Erfahrung, daß die Fische, die eine solche Schwanzflosse haben, einen bestimmten Bauplan aufweisen und unter anderem Hautzähnchen zu besitzen pflegen. Dagegen braucht man an eine besondere Beziehung von Schwanzflosse und Hautzähnchen bei jenem Schlusse gar nicht zu denken. Wenn die Ausbildung des Angularteiles eines Unterkiefers in uns die Vermutung weckt, daß das Tier, dem der Unterkiefer gehörte, einen Brutbeutel besaß (wenn es ein Weibchen war), so ist der Gedanke einer näheren Abhängigkeit von Angularteil und Brutbeutel ganz sinnlos, und die Annahme gründete sich nur auf unsere empirische Kenntnis von der Organisation der Marsupialier.

In anderen Fällen spricht die Sachlage indessen wirklich für eine besondere Beziehung verschiedener Organe. Wenn die Heterocerkie sich sekundär in Diphycerkie (Dipnoer), Homocerkie (Teleosteer) verwandelt, oder wenn das Schwanzende peitschenförmig wird (Holocephalen), so pflegt damit auch das stark ventral liegende Maul des Fisches eine mehr terminale Stellung anzunehmen. Wenn die vordere Extremität bei höheren Wirbeltieren (etwa den Huftiergruppen usw.)

sich verlängert, so finden wir eine korrespondierende Verlängerung des Halses, was zu so augenfälligen Extremen führen kann, wie sie bei Giraffe, Straußen und Flamingo vorliegen. Wenn die Backenzähne deutlich Querjoche aufweisen, so läßt sich gewöhnlich eine Verlängerung der Gelenkpfanne für den Unterkiefer nachweisen (Nager) usw. Solche korrespondierende Umänderungen lassen sich nicht selten bei der phylogenetischen Entwicklung kleiner Gruppen finden; sie können sich vollziehen, ohne daß der übrige Bauplan wesentlich geändert würde.

Die Vermutung einer besonderen Beziehung der sich entsprechend ändernden Organe erscheint in solchen Fällen gerechtfertigt. Aber schon die obige Überlegung konnte zu vorsichtigem Vorgehen mahnen: es treten nicht selten besondere Eigentümlichkeiten in einem Organismus regelmäßig zusammen auf, die trotzdem nichts Näheres miteinander zu tun haben. Sollte nicht auch in den scheinbar einwandfreien Fällen von korrelativer Entwicklung der Schein einer direkten Verkettung trügen können?

Diese Möglichkeit hat man sich von vornherein deutlich zu machen, wenn man nach der Ursache der seltsamen Beziehung in der Entwicklung oft ziemlich weit entfernter Skeletelemente oder anderer Organe sucht. Fragt man nämlich nach der Ursache der Abhängigkeit verschiedener Teile im Organismus, nach dem geheimen Band, das ihre Gestaltung verknüpft, so ergeben sich zwei Möglichkeiten:

I. entweder geht von dem einen Organ eine Wirkung aus, die das andere direkt beeinflußt, oder aber

II. es liegt gar keine direkte ursächliche Verbindung vor, und die scheinbare Abhängigkeit der verschiedenen Teile beruht auf Abhängigkeit beider (bzw. mehrerer) Teile von einem gemeinsamen Dritten oder auf einer anderen indirekten Beziehung.

Im ersten Falle wollen wir von echter, direkter, unmittelbarer oder Eukorrelation reden, im zweiten Falle von indirekter, mittelbarer oder Pseudokorrelation.

Zunächst sollen einige Worte über die mittelbare Korrelation gesagt werden; denn eine Erörterung der eventuell möglichen indirekten Vermittlungen zwischen den korrelativen Teilen geht zweckmäßig auch der Betrachtung jener Korrelationen voraus, bei denen eine solche Zurückführung unmöglich ist.

I. Mittelbare Korrelation. Pseudokorrelation.

Das Gebiet der mittelbaren Korrelation ist ein außerordentlich ausgedehntes; fast alle jene Korrelationen, von denen die alte Morphologie wußte, gehören hierher. Wir sprachen oben von einer beiderseitigen Abhängigkeit der korrelativen Organe, von irgendeinem gemeinsamen Dritten. Dieses Dritte ist häufig in allgemeinen Bedingungen der Umgebung, in irgendeinem Zug der Lebensweise oder in einem verwickelten Komplex von Funktionen gegeben. Aufrechter Gang beeinflußt einerseits die Ausbildung der hinteren Extremität und andrerseits durch die geänderten mechanischen Beziehungen von Wirbelsäule und Kopf auch die Gestalt des Atlas. Kaubewegung von vorn nach hinten machte einerseits Querstellung der Schmelzleisten der Backenzähne und andrerseits Verlängerung der Gelenkpfanne für den Unterkiefer notwendig. Die Änderung in Flossenausbildung und Mundstellung bei Fischen steht offenbar auch im Zusammenhang mit der Lebensweise, die andere Schwimmweise und andere Methoden im Ergreifen der Beute mit sich brachte. Jene Fische mit nicht ausgesprochen heterocerker Schwanzflosse hatten auch die Lebensweise der Hochseeräuber mit dem ventralen Quermaul aufgegeben. Derselbe Komplex von Funktionen oder derselbe Zug der Lebensweise ziehen in solchen Fällen verschiedene Teile des Körpers in Mitleidenschaft und verändern sie in scheinbar direkt korrelativer Weise. Wegen der offensichtlichen Beziehung zur Lebensweise wollen wir diese Korrelation als ökologische Korrelation bezeichnen.

Bei der Abhängigkeit von Vorderbein- und Halslänge scheinen die Dinge etwas anders zu liegen. Die verlängerten Beine machen eine korrespondierende Halsverlängerung notwendig, weil die Tiere ihre Nahrung oft vom Boden aufnehmen müssen. Aber auch hier ist diese Abhängigkeit eine ganz indirekte. Die Beinverlängerung bewirkt nicht direkt die Halsverlängerung, sondern diese Halsverlängerung entsteht sozusagen selbständig hinzu, weil die Lebensweise es erfordert. Die hochbeinigen Huftiere und Strauße mußten als Grasflächen- oder Steppentiere einerseits vom Boden fressen und andrerseits schnelle und ausdauernde Läufer sein. Dementsprechend entstanden jene beiden korrespondierenden Verlängerungen.

Ähnlich liegt es in zahlreichen anderen Fällen. Bei den niederen Wirbeltieren, bei denen der Körper im Wasser schwebt oder beim

Landleben dem Boden aufliegt, fehlt die Verbindung des Extremitätenskelets mit dem Achsenskelet oder sie ist nur eine beschränkte. Wo aber die Extremitäten von bloßen Schiebewerkzeugen zu Tragwerkzeugen werden, da muß ihre Verankerung eine immer festere werden. Beim Becken ist der Unterschied besonders deutlich, man braucht nur an den einen oder an die wenigen Sacralwirbel der Amphibien bzw. Reptilien zu denken und damit die breite Verbindung des Beckens mit der Wirbelsäule bei den auf den Hinterbeinen stehenden Vögeln zu vergleichen. Auch hier haben wir denselben Zug der Lebensweise (Laufen mit vom Boden erhobenem Rumpf statt Kriechen), der einerseits die Stärkung und vereinheitlichende Verschmelzungen in der Extremität und andrerseits festere Beckenverbindung nach sich zieht. Es wäre leicht die Zahl solcher Beispiele zu vermehren. Das erübrigt sich indessen, denn jeder zoologisch Orientierte kann zur Genüge weitere entsprechende Fälle finden. Es muß aber noch darauf hingewiesen werden, daß trotz der erkannten Vermittlung die Art der eigentlichen Verursachung der entsprechenden Entwicklung verschiedener Organe in den angeführten Fällen ziemlich dunkel ist. Beruht sie auf vererbter Wirkung der Übung, die jener Zug der Lebensweise bei verschiedenen Organen bedingte? Oder hat Selektion dem doppelten Bedürfnis entsprechend an den verschiedenen in Betracht kommenden Organen angesetzt?

Jedenfalls ist die Art, in der die Lebensweise die verschiedenen Teile beeinflußt, sehr kompliziert und in ihren Einzelheiten nicht zu überschauen. Dieser Einfluß muß sich auch auf zahlreiche Generationen erstrecken; er scheint nicht in einer individuellen Entwicklung, sondern erst im Leben der Art zu erheblichen Resultaten zu führen. L. Plate (1910, p. 593–595) hat diese Form von Korrelation daher als phyletische Korrelation bezeichnet. Ganz genau decken sich allerdings die Begriffe der ökologischen und phyletischen Korrelation nicht.

Der großen Verwicklung in dem kausalen Zusammenhang bei phyletischer Korrelation entspricht es, wenn sich von mehrfach zu beobachtenden korrelativen Gesetzmäßigkeiten fast immer auch Ausnahmen finden lassen. Es kommen bei der komplizierten Verkettung der Lebensweise mit der Ausbildung verschiedener Organe so viel Umstände in Frage, daß die Änderung des einen oder anderen Umstandes und damit die Durchbrechung der gewöhnlichen Korrelationsregelmäßigkeit nicht selten sein kann. Auch bei den Rochen

finden wir — um das obige Beispiel wieder aufzunehmen — die Lebensweise der typischen Haie aufgegeben und die Schwanzflosse entsprechend der ganz geänderten Schwimmweise stark rückgebildet. Trotzdem aber hat das Maul seine ventrale Lage beibehalten. Eine ähnliche lehrreiche Ausnahme für die Beziehung von Hals und Vorderbeinlänge bieten die Elephanten. Die Schwere des Kopfes gestattete vielleicht nicht eine starke Halsverlängerung, und so mußte die Beziehung des Kopfes zum Boden in anderer Weise gewahrt werden, nämlich durch die Entwicklung des Rüssels.

Wenn man von der Korrelation von Organen verschiedener Individuen redet, die demselben Zeugungskreis angehören (also von Männchen, Weibchen, „Arbeitern", „Soldaten" u. dgl.), so wird die Beziehung noch verwickelter und unbestimmter. Trotzdem aber kann ich Plate nicht ganz zustimmen, wenn er (1910, p. 607) dafür hält, daß der Begriff der phyletischen Korrelation am besten vermieden würde. Dagegen spricht erstens, daß das Wort Korrelation nur eine wechselseitige „Beziehung", also etwas sehr weit Dehnbares, und nicht eine direkte kausale Abhängigkeit aussagt. Weiterhin spricht dagegen, daß man mit einer solchen Einschränkung gerade diejenigen Fälle von dem Geltungsbereich des Wortes ausschließt, auf die dasselbe zuerst angewendet wurde. Entsprechend der größeren Zahl von Abhängigkeiten, die man in der organischen Entwicklung immer besser zu unterscheiden lernt, bekommt das Wort Korrelation verschiedene Bedeutungen. Da ist es durchaus notwendig, diese verschiedenen Bedeutungen, wie es Plate unternommen hat, genau zu sondern. Auch kann man diesem Autor nur zustimmen, wenn er zu Vorsicht in dem Gebrauch des Wortes mahnt (l. c., p. 595). Ein neuer Sinn desselben darf nicht auf die alten Fälle übertragen werden. Doch dürfte der Vorsichtsforderung genügt sein, wenn man die ökologische Korrelation ausdrücklich zu den mittelbaren Abhängigkeitsbeziehungen, zu der Pseudokorrelation, stellt.

Dazu kommt, daß die phyletische Korrelation vielleicht nicht selten sehr enge Beziehungen zu der direkten funktionellen Korrelation aufweist. Wenn die Vererbung erworbener Eigenschaften wirklich vorkommt, so könnten funktionelle Korrelationen schließlich in phyletische Korrelationen übergehen. Augenbecher und Linse müssen in ihrer phylogenetischen Entwicklung Schritt halten, wenn die Brennweite stimmen und ein einheitlicher optischer Apparat entstehen soll. Man könnte hier also von phyletischer Pseudokorrelation reden. In der Tat kann sich auch bei manchen Tieren (z. B.

Rana esculenta) nicht nur der Augenbecher, sondern auch die Linse selbständig entwickeln, so daß wirklich nur eine Pseudokorrelation vorzuliegen scheint. Die Erfahrungen an anderen Arten machen aber auch für diese Species die frühere Mitwirkung des Augenbechers bei der Linsenbildung wahrscheinlich, so daß es nicht ausgeschlossen ist, daß aus der direkten Korrelation erst später eine Pseudokorrelation geworden ist.

Endlich scheint mir die phyletische Korrelation, wenn man nach der mittelbaren oder unmittelbaren Natur der Beziehung urteilt, zusammenzugehören mit einer Gruppe von Korrelationen, die zwar seit kurzer Zeit besser bekannt sind als die phyletische und an Hand weniger Generationen genauer analysiert werden können, die aber andererseits genau so mittelbare Korrelationen darstellen wie die phyletische.

Ich denke an jene Fälle, von denen Plate die „idioplasmatische" oder „determinative Korrelation" diskutiert hat. Es können mehrere Organe eines Körpers von einem Komplex von Erbeinheiten in der Erbmasse repräsentiert oder davon abhängig sein. Variiert dieser Komplex, so werden alle jene Organe sich gleichsinnig ändern. Es scheint eine direkte Abhängigkeit zwischen ihnen zu herrschen; in Wahrheit aber steckt hier wie bei der phyletischen Korrelation hinter dem Schein eines unmittelbaren Kausalnexus die Abhängigkeit der korrelativen Teile von einem gemeinsamen Dritten: eben jenem Komplex von Erbeinheiten. In diesem Sinne handelt es sich deshalb auch hier um eine mittelbare Pseudokorrelation. Beispiele dieser Form von Korrelation dürften überall dort zu suchen sein, wo dasselbe Organ in demselben Organismus mehrmals angelegt wird, besonders dann, wenn die Zahl, in der das Organ auftritt, eine unbestimmte ist. Man denke z. B. an Hautsinnesorgane, wie sie bei vielen Tieren in unbestimmter Anzahl in der Körperwand auftreten, oder an die zahlreichen Augenflecke oder Augen, wie sie besonders bei Turbellarien, Acephalen und Ascidien anzutreffen sind. Viele Kalkkörper von Holothurien, die in unbestimmter Anzahl an zahlreichen Stellen des Körpers gebildet werden können, liefern gleichfalls treffliche Beispiele. Auch bei den zahlreichen statischen Organen mancher Tiefseeholothurien kann man an die Repräsentation durch einen Komplex in der Erbmasse denken. Ferner gehören wahrscheinlich die korrespondierenden Organe von Antimeren und Metameren hierher, wenigstens dann, wenn die Zahl der wiederholten Stücke eine

unbestimmte ist. In diesem letzteren Falle ist es natürlich (wie bei Heteromorphose) besonders wahrscheinlich, daß es dieselbe erbliche Anlage (der verschiedenen Zellen) ist, die nur an verschiedenen Orten zur Gestaltbildung aktiviert wird. Ich will diese Korrelation als Korrelation mehrfach auftretender Organe bezeichnen. Sie wird schon in der Variation wiederholter Organe hervortreten, wenigstens wenn es sich um Keimesvariationen gehandelt hat. In anderen Fällen wird man durch Vergleich verwandter Arten darauf aufmerksam werden. Bei einer Gruppe hat ein segmental wiederholtes Organ die Form a, bei einer verwandten Gruppe haben alle entsprechenden Teile gleichsinnig die Form b angenommen. Man erkennt, daß nach Art ihrer Entdeckung diese Korrelationen nicht selten als phyletische Korrelationen zu bezeichnen wären; denn sie treten erst bei Beachtung der phylogenetischen Artumwandlung zutage. Hier liegt einer der Gründe, der uns oben den Namen ökologische Korrelation statt „phyletischer" Korrelation wählen ließ.

Einige andere Formen von idioplasmatischer Korrelation sind durch die moderne Erblichkeitsforschung auf der Basis des Mendelschen Gesetzes genauer analysierbar geworden. Plate gebührt das Verdienst, die Ergebnisse der modernen Vererbungsforschung für die Korrelationslehre verwertet zu haben (1910, p. 596—604).

Plate unterscheidet auf jener Grundlage 3 verschiedene Formen von Korrelation, von denen die ersten beiden näher zusammengehören. Zunächst die „Korrelation durch pleiotrope Erregungsfaktoren". Die Erregungsfaktoren sind Erbeinheiten, die ein äußeres Merkmal direkt hervorrufen. Diese Erregungsdeterminanten stehen in Gegensatz zu den „Konditionalfaktoren", „welche vorhanden sein müssen, damit ein Erregungsdeterminant wirken kann" [1]) (l. c., p. 597). „Pleiotrop" heißt in Plate's Nomenklatur eine Einheit, „wenn von ihr mehrere Merkmale abhängen, die dann natürlich stets zusammen auftreten und daher als korrelativ gebunden erscheinen" (l. c.). Nun zeigt sich nicht selten bei Forschungen über Mendel'sche Vererbung, daß von jedem Paarling eines Allelomorphenpaares mehrere äußere Merkmale abhängen. Bei Plate's Untersuchungen an Mäusen waren die Haarfarbendeterminanten Y und y gleichzeitig Erreger der Augenfarbe (Retinapigment). Alle Y-Rassen hatten schwarze, die y-Sorten rote Augen. Pelz und Augenfarbe

1) Die fruchtbare Hypothese, daß das Auftreten einer Farbe von verschiedenen Erbeinheiten abhängt, die zusammenkommen müssen, wenn die Farbe entstehen soll, rührt bekanntlich von Cuénot her.

zeigen also einen korrelativen Zusammenhang, es handelt sich aber nicht um einen direkten gegenseitigen Einfluß. Auch in diesem Falle liegt daher nach dem oben von uns entwickelten Gesichtspunkt eine Pseudokorrelation vor, eine mittelbare Abhängigkeit, die in Wahrheit Abhängigkeit von einem gemeinsamen Dritten ist.

Die Beispiele für diesen Typus ließen sich vermehren. Nach DE VRIES und PLATE hängen auch die zahlreichen Merkmalsänderungen bei einer Mutation von Oenothera lamarckiana von einer Erregungsdeterminante ab.

Die zweite idioplasmatische Korrelation, die PLATE anführt, beruht auf der pleiotropen Wirkung von Konditionalfaktoren. Das Vorhandensein derselben Erbeinheit kann Bedingung für das Aktivwerden verschiedener Merkmale durch die verschiedenen Erregungsdeterminanten sein. Miss SAUNDERS kreuzte gewisse weißmit cremefarbig-blühenden Matthiola-Sorten, die beide glatte Blätter hatten. Die Bastarde der ersten Generation zeigten purpurne Blüten und filzhaarige Blüten. Purpurfarben- (C) und Reaktionsstofferbeinheit (R) sowie ihre Allelomorphe (Fehlen der Farbe (c) und des Reaktionsstoffes (r)] waren in den Eltern getrennt (C r bzw. c R). In den Zellen von f_1 kommen sie zusammen. Die weitere Analyse zeigte aber, daß in den Eltern auch noch H K, d. h. die Erreger der Haarigkeit der Blätter vorhanden waren, aber nicht wirken konnten. Auch sie werden wirksam durch das Zusammenkommen mit C R in f_1.

Im einfachsten Falle kann also das Auftreten zweier Merkmale an das Vorhandensein ein und derselben MENDEL'schen Einheit gebunden sein. Daher erklärt es sich, daß beide Merkmale — scheinbar korrelativ — zusammen fehlen.

Man erkennt unschwer, daß die beiden Formen von pleiotroper Korrelation sehr nahe verwandt sind. Die korrelativen Merkmale hängen in beiden Fällen von einer und derselben Erbeinheit ab. Ob diese Erbeinheit nun als Erregungs- oder Konditionaldeterminante aufgefaßt werden muß, ist relativ gleichgültig. In beiden Fällen müssen Erregungs- und Bedingungseinheit zusammenkommen, und wenn eine von beiden für mehrere Merkmale in Betracht kommt, so werden eben beide Merkmale von jenem dritten Moment abhängen. Daher der mittelbare Charakter der Abhängigkeit, die Pseudokorrelation.

Man erkennt ferner, daß die pleiotrope Korrelation bei MENDELscher Vererbung mit unserer Korrelation mehrfach auftretender Teile

nahe verwandt ist. Auch in den von uns hervorgehobenen Fällen hingen mehrere Bildungen von einer Erbanlage bzw. von einem Komplex von Erbanlagen ab. Nur brauchten Erreger bzw. Bedingungen jenes einheitlichen Komplexes nicht selbst wieder Mendelsche Erbeinheiten zu sein, sondern konnten in den allgemeinen Bedingungen und formativen Reizen an mehreren Stellen des Körpers (Antimeren, Metameren usw.) gesucht werden.

Die dritte Form der idioplasmatischen Korrelation Plate's gründet sich auf das Vorkommen von unechter Allelomorphie (Bateson's „spurious allelomorphism"). Diese Art steht meiner Meinung nach der direkten Korrelation erheblich näher als die früher angeführten. Auch hier ist freilich keine unmittelbare Beeinflussung der fertigen Merkmale am ausgebildeten Organismus nachzuweisen, und die Abhängigkeit ist wiederum eine mittelbare von erblichen Anlagen. Aber in diesem Falle scheint wenigstens eine direktere Beeinflussung zwischen den erblichen Repräsentanten jener Merkmale stattzufinden. Die Sache liegt nämlich so: es mögen 2 allelomorphe Paare A a und B b in einem Individuum vorliegen. A und B sollen die dominanten, a und b die entsprechenden recessiven Paarlinge bedeuten. Diese Paarlinge werden nun bei der Geschlechtszellenbildung getrennt, normalerweise so, daß in eine Gamete entweder A B, A b, a B, oder endlich a b kommen kann. In einigen Fällen aber zeigt das Aussehen der nächsten Bastardgeneration, daß in Wirklichkeit zwei von jenen Möglichkeiten nicht realisiert werden, daß also etwa A und B bzw. a und b nicht in dieselbe Gamete einwandern, gerade als ob sie Allelomorphe wären, und daß nur A und b bzw. a und B in einzelnen Geschlechtszellen zusammen anzutreffen sind. Während sich normalerweise nur die allelomorphen Paarlinge in verschiedene Geschlechtszellen begeben, scheinen sich hier in ähnlicher Weise noch je zwei nicht echt allelomorphe Erbeinheiten zu fliehen. Daraus resultiert dann z. B. das Zusammenvorkommen von A mit b und von a mit B, das dann in den diesen Einheiten entsprechenden Bildungen in den Bastardgenerationen hervortritt. Die Kombination der 2 verschiedenen Geschlechtszellen (A b und a B) durch die Befruchtung ergibt nämlich für die Erbeinheiten in der nächsten Bastardgeneration die 3 möglichen Zusammenstellungen:

1. A b A b 2. A b a B 1. a B a B.

Hier ist schon die Hälfte der Nachkommen homozygot und zwar nur in den Kombinationen A b oder a B. In der anderen, heterozygoten Hälfte sind a und b verdeckt, in der folgenden Generation müssen

auch dabei wieder A und B bzw. a und b in verschiedene Gameten wandern, so daß wiederum die Hälfte der Nachkommen schon a B oder A b wird. Bateson (1909, p. 155) hat in der Tat Schläge von Lathyrus odoratus gefunden, in denen purpurblaue Blütenfarbe mit „haubenförmigem" Fahnenblütenblatt, rote Blütenfarbe dagegen mit „aufrechter" Fahne zusammen auftrat. Hier scheint also korrelativ „blau" mit „Haube" und „rot" mit „aufrecht" verbunden zu sein. Die Kreuzung der Bastarde jener 2 Rassen ergab:

1. Haube-blau, 2. (Haube-)blau, aufrecht-(rot). 1. aufrecht-rot, also genau das, was bei dem Schema zu erwarten war, unter der Voraussetzung, daß nicht nur die Allelomorphen, sondern auch aufrecht und blau, bzw. Haube und rot nie in dieselben Gameten gehen bei der Geschlechtszellenbildung und nur durch Bastardbefruchtung zusammenkommen können. Der Name unechte Allelomorphie bezieht sich darauf, daß sich zwei nicht allelomorphe Erbeinheiten immer gerade so fliehen, als ob sie Allelomorphe wären.

Diese Korrelation durch unechte Allelomorphie ist von besonderer Bedeutung dadurch, daß sie unter bestimmten Voraussetzungen (Homozygotie der ♂, Diheterozygotie der ♀) vielleicht das korrelative Zusammenauftreten der primären und sekundären Geschlechtscharaktere bei manchen Tieren unter einen allgemeineren Gesichtspunkt bringt. Sind m und W die Determinanten der direkten, m' und W' die der sekundären Geschlechtsmerkmale und sind W und W' dominant über m und m', so ergibt sich: das homozygote ♂ hat die Formel $\frac{m\,m'}{m\,m'}$, das diheterozygote ♀ dagegen $\frac{W\,W'}{m\,m'}$. Das ♂ kann nur Geschlechtszellen m m' bilden; das ♀ könnte vier verschiedene bilden; durch unechte Allelomorphie von W gegen m' und W' gegen m ergeben sich aber nur 2 verschiedene Geschlechtszellen W W' und m m'. Durch Befruchtung mit den männlichen Geschlechtszellen ergeben sich in gleicher Zahl $\frac{W\,W'}{m\,m'}$ und $\frac{m\,m'}{m\,m'}$ also Formeln für weibliche und männliche Nachkommen.

Wegen weiterer Illustrierung der auf Mendel'scher Vererbung basierenden Korrelation muß auf Plate's Darstellung (1910, p. 596 bis 604) verwiesen werden.

Damit haben wir die Fälle von mittelbarer oder Pseudokorrelation erledigt und kommen nun zu einer kurzen Besprechung der direkten,

unmittelbaren Korrelation, die man im Gegensatz zur Pseudokorrelation als

II. Eukorrelation

bezeichnen könnte. Bei Eukorrelation verschiedener Teile beruht ihre Abhängigkeit nicht auf Abhängigkeit von einem gemeinsamen Dritten, sondern eine Bildung beeinflußt die andere direkt durch ihre Funktion bzw. durch eine ähnliche Leistung während der Entstehung. Man hat diese direkte Form korrelativer Beeinflussung auch wohl als „Kausalkorrelation" bezeichnet. Dieser Ausdruck ist an sich recht suggestiv, aber andrerseits muß zugegeben werden, daß auch in den anderen Fällen die Korrelation kausal bedingt ist, nur liegt dort eben nicht ein direkter Kausalzusammenhang vor.

Zu der direkten oder Eukorrelation gehört vor allem die sogenannte funktionelle oder physiologische Korrelation. Am geläufigsten sind uns vielleicht Korrelation von Muskelgröße und Knochenansatz u. dgl. Doch gehen diese Formen kaum merklich in phyletische Korrelationen über, so daß man häufig nicht weiß, was durch individuelle funktionelle Anpassung allein möglich ist. Besonders klar in bezug auf das Kausalverhältnis liegen einige Abhängigkeiten, die auf „innerer Secretion" beruhen; man denke an die Wirkungen der von Nebennieren, Schilddrüse, Nebenschilddrüse, Thymus, Hypophyse, Zirbel, Pankreas und Duodenum gebildeten inneren Secrete und Hormone sowie an die Korrelation in der Ausbildung von Uterus und Milchdrüsen, Geschlechtsorganen und Geweih oder Daumenschwielen. Früher hat man die Beziehung von primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen immer für funktionelle Korrelation gehalten, bis durch neuere Untersuchungen gezeigt wurde, daß bei manchen Tieren primäre und sekundäre Merkmale der verschiedenen Geschlechter zusammen auftreten können. In jenen Fällen muß das normale Verhalten auf idioplasmatischer Korrelation beruhen. Doch kommt daneben auch echte physiologische Korrelation von primären und sekundären Merkmalen vor.

Gerade bei diesen funktionellen Korrelationen entfernter Organe lag ein nicht geringer Teil der Schwierigkeit darin, die Vermittlung der funktionellen Beeinflussung von einem Teil auf den entfernten anderen verständlich zu machen. Bei der idioplasmatischen Korrelation fällt diese Schwierigkeit fort; denn die direkte Abhängigkeit der Teile ist nur Schein. Für die anderen Fälle aber haben die

Erfahrungen über „innere Secretion“ materielle Vermittler zwischen den entfernten und trotzdem abhängigen Bildungen kennen gelehrt. Ein Organ kann — zuweilen neben einer anderen augenfälligeren Funktion — noch ein Secret ins Innere des Körpers absondern. Dieses Secret kann dann auf andere Teile als entwickelnder oder fördernder Reiz wirken. Daß die Wirkung solcher Stoffe eine selektive und keine allgemeine ist, läßt sich unschwer begreifen. Die verschiedenen Gewebe reagieren verschieden, und so können viele Teile von einem Secret unbeeinflußt bleiben, auf das andere Gewebe lebhaft reagieren. Vielleicht werden die Secrete auch selektiv im Körper verteilt; lokale Giftwirkungen (Iod) sind seit langem bekannt, und man braucht nur an die große Bedeutung zu erinnern, die das „distributive Moment“ bei Giftwirkungen durch Ehrlich's erfolgreiche Anwendungen gewonnen hat, um deutlich zu machen, daß auch auf diesem Wege eine selektive Fernwirkung von einem Organ auf ein anderes möglich wäre.

Es ist klar, daß jede naturwissenschaftliche Erklärung einer Korrelation entfernter Teile irgendeinen materiellen Vermittler zwischen den abhängigen Organen suchen muß. Bei benachbarten Teilen besteht zuweilen eine ganz grobe Form der Beeinflussung: gegenseitige Abplattung bei Raummangel oder dergleichen. In den meisten Fällen aber zeigt der Einfluß des einen Teiles auf den anderen deutlich die Kennzeichen jener Form organischer Bewirkung, die wir als Reizung bezeichnen. In der Tat hat man die verschiedensten Arten von Reizen herangezogen, um manche Korrelationen zu erklären.

Das Bedürfnis nach solcher Erklärung wurde besonders lebhaft, als die junge Entwicklungsphysiologie zeigte, daß neben der Selbstdifferenzierung der einzelnen Teile eines Embryos die korrelative oder abhängige Gestaltung in der Ontogenese eine große Rolle spielt. Das wirkliche Schicksal eines Teiles hängt nicht allein von Ursachen ab, die mit diesem Teil selbst gegeben werden, sondern wird mit beeinflußt durch den Zustand anderer Teile desselben Embryos. Welcher Art ist diese Beeinflussung? Sind es organbildende Stoffe, die die Gestaltung einer Körperpartie in Abhängigkeit von einer anderen bestimmen, sind es chemische Reize, die von einem Teil ausgehen und den anderen treffen, oder Tastreize usf.?

Besonderer Beliebtheit erfreuten sich bei nicht wenigen Erklärungsversuchen die chemischen Reize, wahrscheinlich schon aus dem Grunde, weil diese Vermittler transportfähig sind und so eine Abhängigkeit entfernter Teile erklären können. Die Hypothese der organbildenden Substanzen bietet ein Beispiel. Sie fand ziemlichen

Anklang, hat sich aber — wie mehr und mehr erkannt wird — für die Mehrzahl der Fälle als zu grob erwiesen.

Ohne Zweifel kranken noch mehrere Erklärungsversuche, die die Formbildung und ihre Korrelation betreffen, daran, daß sie zu grob sind. Das berechtigte Bestreben, einfache physikalisch-chemische Erklärungen zu finden, verleitet uns nicht selten, die Dinge einfacher zu sehen, als sie liegen. Es besteht die Gefahr, daß man sich über die wirklichen Schwierigkeiten und die Verwicklung hinwegtäuscht und sich blind macht gegen die wahre Sachlage.

Der Fortschritt unserer Erkenntnis in einigen Fällen, in denen ein gegenseitiges Bedingtsein erst bei Störungen deutlich hervortritt, können dafür als Beispiel dienen. Ich denke an die kompensatorische Hypertrophie und Hyperplasie, die von einigen inneren Organen bekannt sind. Nach Entfernung einer Niere tritt sehr bald eine starke Vergrößerung der anderen ein. Das wird meist so erklärt, daß die bleibende Niere sich vergrößert, weil sie doppelte Funktion zu übernehmen hat. Hier würde also eine zwar mit der Funktion zusammenhängende, aber im Grunde doch indirekte Korrelation vorliegen. Die eine Niere beeinflußt nach jener Deutung die andere nicht unmittelbar, sondern lediglich dadurch, daß sie der anderen einen Teil der zu leistenden Arbeit abnimmt. Versagt das eine Organ, so muß die ganze Leistung von dem anderen Paarling übernommen werden. Ob man dieses Verhältnis noch als direkt bezeichnen will oder zu den Pseudokorrelationen rechnen soll, mag dahingestellt bleiben.

Uns interessiert, daß jene Erklärung aus der Funktion bei der Hypertrophie sicher nicht immer zutrifft. Es sei nur an die Hypertrophie erinnert, die bei embryonaler Exstirpation noch nicht funktionierender Teile (Milchdrüsen und Hoden) bei den übrigbleibenden Organen gleicher Art eintritt (Ribbert, 1895). Auch Przibram's (1901, p. 330 ff.; 1902 u. 1905) schöne Experimente über den Scherenaustausch bei Krebsen, die nach Amputation der größeren Schere an einer Körperseite die kleinere Schere der anderen Seite entsprechend verstärken, und die verwandten Erfahrungen über den Ersatz eines Operculums durch Auswachsen eines Stummels der anderen Seite bei *Hydroides dianthus* (Zeleny, 1902; vgl. auch 1905) zeigen deutlich, daß verdoppelte Funktion, vermehrte Blutzufuhr u. dgl. sicher nicht in allen Fällen die kompensatorischen Ersatzreaktionen zu erklären vermögen.

Auch in diesen Fällen muß natürlich irgendeine Verbindung zwischen den sich kompensierenden Teilen bestehen. Wenn die

Vermittlung nicht mit der augenfälligen Funktion zusammenhängt, so darf man vielleicht eine verborgene Funktion (nach Analogie der inneren Secretion) auch bei jenen noch nicht funktionierenden Teilen vermuten. Oder es muß irgendeine andere mehr oder weniger direkte Vermittlung durch Reize stattfinden. Es hat wenig Zweck, sich hier fiktive Möglichkeiten auszumalen.

Neben den Korrelationen, deren Vermittlung uns einigermaßen verständlich geworden ist, bleiben eben auch heute noch eine Zahl sehr dunkler Abhängigkeitsbeziehungen. Früher war diese Zahl allerdings erheblich größer. Es gehört zu den Verdiensten von Darwin (1868, Vol. 2, Kap. 25, p. 423—446), auf einige dieser dunklen, rätselhaften Korrelationen hingewiesen zu haben. Sie spielen ihre Rolle bei dem Auftreten gleichzeitiger Variationen und sollten eine Lücke im Gebäude der Deszendenztheorie füllen. Darwin's Beispiele waren vorwiegend den Erfahrungen bei Haustieren entnommen; die Mehrzahl derselben deutet auf eine idioplasmatische Natur des Korrelationsverhältnisses hin.

Die Unvollkommenheit unserer Kenntnisse über die eigentliche Natur der Vermittlung bei direkten Abhängigkeitsverhältnissen macht eine natürliche Einteilung der Eukorrelationen zurzeit ziemlich unmöglich. Man könnte dieselben äußerlich in Entwicklungskorrelationen und Korrelationen ausgebildeter Teile einteilen. Natürlicher würde uns eine Gruppierung nach dem verschiedenen Charakter der Vermittlung erscheinen. Vielleicht bilden die durch „innere Secretion" erklärlichen Fälle eine solche natürliche Untergruppe. Wenn man gelernt haben wird die direkten Korrelationen nach der Natur der vermittelnden Reize einzuteilen, so wird man auch den weiten Begriff der „funktionellen" Korrelation damit auflösen. Fast alle Reize, die von einem Teil ausgehen und einen anderen Teil beeinflussen, hängen irgendwie mit der „Funktion" zusammen, obwohl man bei „funktioneller" Korrelation gewöhnlich an speziellere Verhältnisse denkt und z. B. meist nicht alle die formativen Reize bei korrelativer Entwicklung darunter begreift. Auch einige ganz grobe mechanisch-räumliche Abhängigkeitsverhältnisse können nicht unter diesen Begriff subsumiert werden. Allerdings tragen diese gröbsten Beeinflussungen oft nicht einmal Reiz-Reaktionscharakter und brauchen nicht unbedingt zur Korrelation gerechnet zu werden, obwohl auch auf diese Faktoren manche normale Größen- oder Lagebeziehungen von Teilen bezogen werden müssen.

Zu denjenigen Korrelationen, die man schon jetzt Grund hat

von den funktionellen Korrelationen zu trennen, scheint mir nun auch diejenige Form von Abhängigkeit zu gehören, mit deren Analyse sich die vorliegende Untersuchung beschäftigt. Es handelt sich um Korrelation, die durch Gestaltreize vermittelt wird. Man kann natürlich sagen, daß auch die Gestalt durch Funktionen gebildet würde und selbst wieder besondere funktionelle Prozesse bedingte und daß diese Prozesse das Wesentliche darböten bei der Abhängigkeit. In Wahrheit liegt aber das Wesentliche auch bei jenen Prozessen darin, daß sie sozusagen eine Gestalt repräsentieren können. Wir hoffen, daß unsere Ausführungen zeigen werden, daß die Verhältnisse bei der Korrelation durch Gestaltreize so eigenartige sind, daß ihnen eine deutliche Sonderstellung neben den übrigen Formen von Korrelation zuerkannt werden muß.

Unsere Untersuchungen beziehen sich auf die Entwicklung von Kalkkörpern. Gerade bei Spiculabildung kann man verfolgen, wie man zunächst hoffte, durch einfache grob physikalische Vorstellungen das Wesen des Vorganges zu erfassen, und wie erst eine allmähliche Komplikation dieser Vorstellungen eine Annäherung an die Wahrheit mit sich brachte. Man wird sich daher nicht wundern dürfen, wenn nach den im Folgenden mitgeteilten Tatsachen die Schwierigkeit zunächst größer erscheint als zuvor und wenn an Stelle einer vereinfachenden Erklärung nur größere Verwicklung zu treten scheint. Man sollte indessen nicht vergessen, daß trotz der wachsenden Schwierigkeiten in der Überwindung unzulänglicher einfacher Erklärungen ein Fortschritt liegt und daß auch in der Physik die Annäherung an die Wahrheit oft mit der Überwindung oder Komplizierung suggestiv einfacher Gesetze verknüpft war; man denke an das Boyle-Mariotte'sche Gesetz oder an die Voraussetzungen der geometrischen Optik.

Dazu kommt ein Weiteres. In den letzten Jahren sind in verschiedenen Gebieten der Biologie seltsame Tatsachen bekannt geworden, die einige Forscher zu einem — wie uns scheint — etwas voreiligen Vitalismus getrieben haben. Zu diesen Tatsachen gehören auch die morphogenen Abhängigkeitsverhältnisse, auf die ich in

1) Haecker bemerkt einmal über seine eigenen Darlegungen gegen die Dreyer'sche Gerüstbildungstheorie: „Die vorstehenden Ergebnisse führen uns demnach wieder etwas weiter von dem Ziele einer causal-mechanischen Erklärung ab und lassen uns zunächst wieder Halt machen vor Verhältnissen, deren weitere Klarlegung dem biologischen Experimente vorbehalten bleibt" (1905 b, p. 368).

dieser Arbeit die Aufmerksamkeit lenken möchte. Ja wir werden sehen, daß in unserem Falle die Rätselhaftigkeit der Fähigkeiten der lebendigen Substanz eine besonders auffallende ist. Es will uns aber scheinen, als ob jene sonderbaren Züge unter sich nahe Beziehungen aufwiesen und anfingen, sich zu einem einheitlichen Bilde zusammensetzen zu lassen.

Es ist klar, daß in jeder Formulierung der komplizierten organischen Fähigkeiten Unbekannte bleiben; eine wirklich erschöpfende Erklärung ist eben zur Zeit unmöglich. Aber darum ist nicht jeder Fortschritt aufgehalten. Es lassen sich ohne Zweifel eine Menge jener Unbekannten aufeinander zurückführen. Wir müssen danach streben, möglichst viele Vorgänge in ihrer Abhängigkeit von möglichst wenigen Unbekannten darzustellen. Wir müssen lernen, mit den Unbekannten so zu rechnen, als ob sie bekannt wären, und versuchen, womöglich alles durch ein einziges x auszudrücken. Auch das heißt erklären, wenngleich die so gegebenen Erklärungen nicht bis zur letzten Wurzel reichen. Die Verwendung der Mendel'schen Erbeinheiten gibt ein gutes Beispiel für die Brauchbarkeit einer solchen Methode. Auch der Reizbegriff ist eine derartige Unbekannte von großer allgemeiner Bedeutung. Die Wirkungen der Residuen früherer Reize bilden eine andere allgemeine Unbekannte, auf die sich mancherlei zurückführen läßt. Leider sehen viele in solchem sozusagen mathematischen Operieren mit Unbekannten eine Gefahr, indem sie hinter dem Unbekannten nebelhaften Mystizismus vermuten. Und doch scheint mir der einzige Weg, auf dem wir hoffen können in diesen Fragen weiter zu kommen, darin zu bestehen, daß wir uns nicht durch unzulängliche, einfache, grob physikalisch chemische Hypothesen über die wahren Verhältnisse hinwegtäuschen, sondern uns an unzweideutigen Fällen die Schwierigkeiten in voller Ausdehnung klar machen und dann versuchen, die gemeinsamen Züge in den verschiedenen rätselhaften Fähigkeiten der Organismen herauszufinden.

Die von uns vorgeschlagenene Gruppierung der Korrelationserscheinungen läßt sich in folgender Tabelle kurz zusammenfassen:

Korrelation.

I. Pseudokorrelation. Indirekte, mittelbare Abhängigkeit von Körperteilen, die meist nur durch Abhängigkeit von einem gemeinsamen Dritten vorgetäuscht wird.	II. Eukorrelation. Echte, unmittelbarere, direkte Abhängigkeit, die darauf beruht, daß von einem Teil ein Einfluß irgendwelcher Art ausgeht und sich an einem anderen Teile äußert.
1. Öcologische Korrelation. Ein und derselbe Zug der Lebensbedingungen oder Lebensweise bewirkt direkt oder indirekt entsprechende Änderung verschiedener Organe. Diese Änderung wird gewöhnlich erst im Laufe von Generationen deutlich, so daß diese Gruppe sich zum großen Teil mit PLATE's phyletischer Korrelation deckt. Enge Beziehungen zu II, 1.	1. Funktionelle Korrelation. Funktion oder Funktionsprodukte eines der korrelativen Organe wirken als mechanische, chemische oder sonstige Reize auf das andere Organ. Äußert sich sowohl während der Entwicklung als auch im ausgebildeten Zustand oder unter pathologischen Verhältnissen (Hypertrophie etc.). Manchmal sind die korrelativen Organe weit entfernt, besonders wenn innere Secretion die verknüpfende Funktion ist.
2. Korrelation von mehrfach auftretenden Organen. Ein und derselbe Komplex von Erbeinheiten wird (an verschiedenen Körperstellen) mehrfach ausgelöst. So entstehen Organe, die gleichsinnig von entsprechenden Keimvariationen beeinflußt werden.	2. Korrelation durch Gestaltreize. Vgl. die Ausführungen der folgenden Teile dieser Abhandlung.
3. Korrelation durch pleiotrope Wirkung von Erregungs- oder Konditionalfaktoren. Ein und dieselbe Erbeinheit kann für mehrere andere Erregungs- oder Bedingungsfaktor sein. So werden die komplex bedingten Merkmale oft zusammen fehlen bzw. vorkommen (cf. PLATE 1910).	3. Korrelation durch grob mechanische Beeinflussung, Raummangel etc.
4. Korrelation durch unechte Allelomorphie. Hier besteht zwar auch keine direkte Beziehung zwischen den „korrelativen Merkmalen", wohl aber eine Beziehung zwischen Erbeinheiten. Von 2 Paaren können z. B. zwei — wie Allelomorphe — nie in dieselbe Gamete wandern, so daß ein Verhältnis zwischen den übrigbleibenden resultiert (cf. PLATE 1910).	
3 und 4 werden von PLATE als „idioplasmatische" Korrelation zusammengefaßt. Sie beruht auf dem Verhalten MENDEL'scher Erbeinheiten.	

II. Zur Orientierung über das Objekt der Untersuchung.

Das Lokalisationsproblem und überhaupt die Fragen der Formbildung sind für die Metazoen fast weniger rätselhaft als für die

Protozoen (Doflein 1900, p. 140 ff.). Es ist verständlich, daß in einem großen Systeme mehr oder weniger selbständiger Zellen an verschiedenen Stellen mannigfaltige morphogene Bedingungen herrschen; dagegen bietet es größere Schwierigkeiten zu begreifen, daß in der gleichmäßigen Plasmamasse eines Protozoons oder eines Syncytiums die örtliche Verschiedenheit der Bedingungen entsteht, die als Auslösung der verschiedenen morphogenen Reaktionen gefordert werden muß. Es ist freilich bekannt, daß nach neueren Auffassungen der Organismus einem Syncytium in vieler Beziehung mehr ähnelt als einem Aggregat selbständiger Elementarorganismen (Zellen), und wir werden noch Gelegenheit haben zu betonen, daß auch die Gestaltbildung in Zellenstaaten vielleicht dieselben Probleme — wenn auch in etwas versteckterer Form — darbietet, die uns bei der Morphogenese in Syncytien am klarsten entgegentreten.

Diese allgemeinen Bemerkungen lassen sich ohne weiteres auf die Skeletbildungsfragen anwenden. Die Entstehung eines Röhrenknochens ist ohne Zweifel ein viel komplizierterer Prozeß als die Bildung eines Spongien-, Alcyonarien- oder Echinodermenkalkkörpers, aber wir müssen bedenken, daß jene Komplikation keine neue prinzipielle Schwierigkeit einzuschließen braucht. Ja diese Verwicklung kann die Grundprobleme der Skeletbildung verdecken, und so werden uns bei der Spiculabildung, also in den auf den ersten Blick einfacheren Fällen, die eigentlichen biologischen Grundschwierigkeiten der Formbildung ohne Zweifel am eindringlichsten entgegentreten.

Noch mehr. Unter den morphogenen Prozessen, die an einzelnen Zellen oder Syncytien stattfinden, bietet die Spiculabildung die Schwierigkeit wiederum am ungetrübtesten dar. Sehr viele andere Differenzierungen, die einheitliche Plasmamassen zeigen — man denke an ein Infusor oder an eine Schlauchalge —, finden an der Oberfläche statt, also dort, wo wenigstens ein Teil der besonderen Reaktionen auf die Einwirkungen der Außenwelt gesetzt werden kann. Man könnte sich ferner leicht vorstellen, daß die Gestaltung eines Teiles der Oberfläche die auslösenden Ursachen für die weitere Differenzierung benachbarter Partien darböte. Solche Anhaltspunkte für ein eventuelles Verständnis der Differenzierung bieten sich in viel geringerem Maße dar bei der Entstehung der Spicula, die in den meisten Fällen innerhalb von Zellen oder Syncytien stattfindet (Woodland 1907a, p. 55).

Man braucht nur über die Ursachen der Differenzierung irgendeines komplizierter gestalteten Kalkkörpers, der im Innern eines Syncytiums entsteht, nachzudenken, um das Gestaltungsproblem in ganzer Schwere zu begreifen. Es besteht indessen die Möglichkeit, sich die Entstehung mancher Spicula als eine Art Krystallbildung, die durch Kolloide beeinflußt ist, verständlich zu machen (WOODLAND a. a. O.). Wir werden darüber noch an anderer Stelle zu sprechen haben. Aber auch diese Theorie — die sich an und für sich mehr als viele andere den Tatsachen anpaßt — schiebt das eigentlich biologische Moment bei der Spiculaformbildung in unberechtigter Weise beiseite. Um aber dieses biologische Moment klar zu erkennen, bedürfen wir eben des Studiums der Korrelation in der Spiculabildung und der Variation der normalen Bedingungen.

Es ist nicht leicht ein Objekt zu finden, das überhaupt eine deutliche Korrelation bei Spiculabildung erwarten läßt. Die allermeisten Spicula entstehen jedes für sich und in beliebiger Lage, andere weisen allerdings eine bestimmte Orientierung zum Körper des Tieres auf und lassen insofern einen Einfluß bei ihrer Entstehung erwarten. Nur sehr wenige Formen aber verraten eine gegenseitige Abhängigkeit. Es ist wahrscheinlich, daß sich die Teile eines Radiolarienskelets bei ihrer Anlage korrelativ beeinflussen, und es wäre vielleicht möglich durch Studium von Mißbildungen an solchen Objekten zu Resultaten zu gelangen. Diese Teile hängen aber zusammen und sind zu einem großen Skelet verbunden, so daß ihre Abhängigkeit nicht so merkwürdig erscheint wie die Korrelation selbständiger Skeletelemente, auf die wir unsere Aufmerksamkeit richten wollen.

Jedenfalls scheint mir, daß sich unter der Unzahl verschiedener Kalk- und Kieselbildungen kaum eine auffinden läßt, die zu dem Studium der Korrelation in der Entstehung dieser Gebilde bessere Aussichten böte als die vielbewunderten Anker- und Ankerplattenbildungen der fußlosen Holothurien (Synaptiden). Diese Kalkkörper waren mir von früheren Untersuchungen her, die auf andere Ziele gerichtet waren, ein wohlvertrautes Objekt.

Die Körperwand einer *Synapta* besteht in einem Interradius aus dem inneren Leibeshöhlenepithel, der Ringmuskelschicht, der dicken Cutis, an der man wiederum eine dichte innere und eine lockere äußere Schicht unterscheiden kann, und endlich dem äußeren Epithel. Die Kalkkörper liegen in der Cutis und zwar großenteils in der äußeren,

lockeren Bindegewebslage. Wenn man nun ein Stück der Körperwand aus dem Tier herausschneidet, entwässert, aufhellt und von der äußeren Fläche betrachtet, so bietet sich ein auffallendes Bild dar (Fig. A). Wir finden bei hoher Einstellung des Mikroskopes zunächst zahlreiche ankerförmige Kalkkörper, die immer in einem gewissen Abstande voneinander liegen, so daß sie sich nicht

Fig. A.

Mikrophotographie eines Teiles der Körperwand von *Leptosynapta inhaerens*. Links und rechts sieht man als je ein dunkler Streifen 2 Längs-Radiärmuskeln. Die dazu senkrechten kleinen Fältchen, die als dunkle Linien von links nach rechts das ganze Bild überziehen, geben also die Querrichtung in bezug auf die Längsachse des Tieres an. In dieser Querrichtung sind, wie die Abbildung schön erkennen läßt, alle Anker und Platten mit ihrer Symmetrieebene angeordnet. Das Schiefliegen einiger Anker erklärt sich aus ihrer Erhebung und Schrägstellung zur Platte.

berühren, und alle so angeordnet sind, daß ihr Schaft quer zur Längsachse des Körpers liegt. Der aus den beiden spitzen und nahe dem Ende oft mit Widerhaken versehenen Armen zusammengesetzte Bogen ist jedoch bei den verschiedenen Ankern bald nach der einen und bald nach der anderen Seite gerichtet. Gegenüber der Stelle, mit der der Bogen dem Schaft ansitzt, können auch einige kleine Kalkspitzchen gebildet werden, doch findet man das nur bei ganz großen, vollkommen ausgebildeten Ankern und bei vielen Arten überhaupt nicht. Durch Wechsel der Einstellung läßt sich leicht erkennen, daß der Ankerbogen der äußeren Epidermis näher liegt und dieselbe bei nicht ganz straffgespannter Körperwand oft zu einer Art Tasche vorwölbt (Fig. B). Auf dicken Schnitten durch nichtentkalkte Haut läßt sich dann genauer feststellen, daß der Ankerschaft mit dem einen Ende ungefähr auf der äußeren Grenze der dichteren Bindegewebslage aufliegt und mit dem Bogenende schräg nach außen, d. h. der Epidermis zu gerichtet ist (Fig. C). Solche Präparate zeigen auch, daß die Ebene des Ankerbogens nicht durch die Achse des Schaftes verläuft, sondern weniger schräg, d. h. der Oberfläche der Haut mehr parallel liegt. Das hat — wie ÖSTERGREN (1897, p. 151) trefflich ausgeführt hat — bei starker Spannung und damit verbundener Verdünnung der Körperwand zur Folge, daß sich der Anker flach legt und nun die Spitzen des Bogens nach außen kehrt. Diese freien Enden drücken dann die Epidermis in feine Spitzen vor, und diese Spitzen bedingen das „Kletten", das die Tiere besonders an straff aufgetriebenen Teilen des Körpers zeigen und von dem sie ihren Namen (*Synapta*) erhalten haben. Dieses Kletten ist den Tieren von Nutzen bei der Fortbewegung,

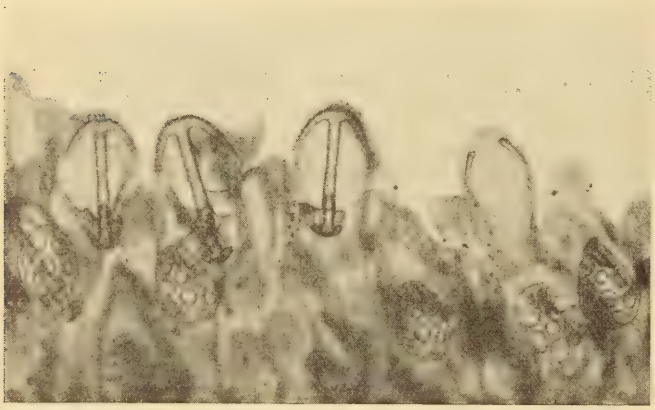


Fig. B.

Mikrophotographie eines Hautstückchens von *Leptosynapta bergensis* Man sieht bei einigen Ankern um die konvexe Seite des Bogens einen dunklen Streifen. Dieser Streifen rührt von der Vorwölbung der Epidermis her, von einer Art Tasche, wie sie sich gelegentlich bei manchen Kontraktionszuständen der Körperwand um das Bogenende des starren Ankers bildet.

die bei den fußlosen Synaptiden (abgesehen von den Fühlern) durch Kontraktionen der Körperwand bewirkt wird. Die Anker sind also — wie man seit Quatrefages (1842), Semper (1868, p. 32) und Semon (1887a, p. 282) mit Recht annimmt — passive Bewegungsorgane. Semon erinnert an die Wirkung der Schlangenrippen (1887 a, p. 284). Das Kletten kann zeitweise aufgehoben werden, wohl nicht durch Wirkung von stark secerniertem Hautschleim (Semon 1887 a, p. 282), sondern bei Kontraktion der Körperwand, bei der sich die Anker aufrichten und damit die Armspitzen von der Haut abwenden. Es war nicht zutreffend, daß man früher annahm, die Anker würden im aufgerichteten Zustande als Stemmorgane bei der Fortbewegung wirken (Quatrefages 1842). Völlige Aufklärung „über die Funktion der ankerförmigen Kalkkörper der Seewalzen" verdanken wir erst dem so betitelten und bereits oben zitierten wertvollen Aufsatz von Östergren (1897). Es ist auch für unserer Zwecke von Bedeutung durch diesen Hinweis auf die Zweckmäßigkeit zu betonen, daß die Spicula der Wirkung von Selektion unterworfen sein können. Obwohl wir weit entfernt sind anzunehmen, daß Selektion das eigentlich tiefste Problem der Spiculabildung löst, müssen wir Weismann (1909, p. 17—19) doch zustimmen, wenn er gerade die Synaptidenkalkkörper (auf Grund von Östergren's Untersuchungen) als ein Beispiel dafür anführt, wie Zweckmäßigkeit sich überall und selbst im Kleinsten an leblosen organischen Produkten nachweisen läßt, die auf den ersten Blick ganz indifferent in bezug auf Nutzen oder Schaden für den Organismus zu sein scheinen.[1]) Es muß daher

1) Bei den Radiolarien, bei denen merkwürdigerweise eine (zunächst freilich lediglich spekulative) kausalmechanische Erklärung des Gerüsts viel energischer in Angriff genommen worden ist (Dreyer) als eine Deutung desselben unter dem Gesichtspunkte der Zweckmäßigkeit, hat besonders Haecker (1905a; 1905b, p. 338—356; 1906, p. 33—37) eine biologische Bedeutung vieler Eigentümlichkeiten des Skelets wahrscheinlich gemacht. So ließen sich in Anpassung an die von Wärme und Salzgehalt abhängige, verschiedene Dichte und innere Reibung des Wassers nachweisen, daß oberflächliche Warmwasserformen kleiner sind als die die kühleren Tiefen bewohnenden Artgenossen oder näheren Verwandten (Challengeriden, Conchariden, *Aulacantha scolymantha*, *Circoporus sexfurcus*). Ferner ließ sich bei den Sagosphaeriden und Aulosphaeriden feststellen, daß ihre Skeletstruktur, speziell ihre Stützstäbe, für die äußere Sarkodehaut demselben Unterschied des Mediums zweckmäßig angepaßt erscheinen, daß nämlich „bei den großen von einer derben Sarkodehaut umhüllten Tiefen- und Kaltwasserformen die Skeletstruktur auf eine Verstärkung und Vervollkommnung des Stützapparates abzielt, während bei den

widersprochen werden, wenn Woodland durch seine an sich beachtenswerte „Krystallomorphentheorie“ verleitet wird, auszuführen: „there is the additional significant fact that all (except concretions and crystals) these non-spicular deposits (bones, teeth, nails, hairs, scales, feathers, etc.) are, on account of the connection of the secreting cells with the rest of the organism, usually laid down (obviously by inheritance) only in those particular parts of the organism where they are required, the appendicular skeleton, e. g. being formed in the axes of limbs where the greatest stresses exist, dermal bones protect particular viscera in particular places, nails occur on the terminal phalanges where most contact occurs, and so on. Spicules, on the other hand, are not limited in their distribution in this manner, but tend to occur wherever the purely physical conditions permit the wandering cells to secrete them (calcareous spicules, e. g., cannot occur in the vicinity of digestive or other organs where acid solutions abound), and their local adaptations in form to the architecture of the organism are, there is good reason to believe, determined by purely physical causes which influence the scleroblasts during the development of the spicule“ (1907a, p. 66). Ich will demgegenüber nur an die Tatsachen erinnern, daß bei Cucumariiden der einstülpbare Teil der Körperwand hinter dem Fühlerkranz eine spärlichere Entwicklung der Kalkkörper aufweist, daß die meisten mit Stacheln o. dgl. versehenen Kalkkörperchen diese Fortsätze der Haut zuwenden (das gilt besonders von den Molpadiidenkalkkörpern, *Ankyroderma*-Ankern usw., vgl. Östergren 1897, p. 156 ff.) und in ober-

---

planktonischen“ (nach Anm. besser: „phao- und knephoplanktonischen“) „Warmwasserformen die Tendenz zur Oberflächenvergrößerung den bestimmenden Faktor bildet“ (1905b, p. 342). Noch viel auffallender und raffinierter, wie Haecker sagt (1906, p. 33), ist die Zweckmäßigkeit in der Ausbildung der Schalenränder der Conchariden, mit ihren langen ineinander greifenden Zähnen und doppelten Zahnführungen. *Tuscarusa*-Arten bilden kleine Kolonien (8) auf *Sagenoarium*-ähnlichen Gitterschalen, ihr Skelet ist zur Verankerung in diesem Kolonieträger besonders eingerichtet. Bei *Conchopsis* und Challengeriden sind Linsenform der Schale etc. vielleicht als Anpassungen an einseitigen Wasserdruck bei Tiefenänderungen zu deuten, und Ähnliches gilt vielleicht für Einzelheiten im Bau der *Sagenoscena irmingeriana*. Haecker glaubt auch Anhaltspunkte für die Zweckmäßigkeit regelmäßiger Polyederformen und der Stellung von Stacheln in Polyederachsen gefunden zu haben (1906, p. 35—37) und vermutet in der Dicke mancher Schalen von Conchariden und Challengeriden eine Anpassung an allseitig wirkenden Wasserdruck (1904 u. 1905b).

flächlicheren Schichten gelagert zu sein pflegen als glatte Kalkkörper. Ferner machen doch die wie *Synapta*-Anker wirkenden Haken der Chiridotinen und die „Endscheiben" der Füßchen bei Holothurien durchaus den Eindruck angepaßter Gebilde. Endlich muß betont werden, daß bei Holothurien auch im Darm (und sogar vorzugsweise in der inneren Bindegewebsschicht) häufig Kalkkörperchen auftreten, so daß deren relative Seltenheit an diesen Stellen nicht dem Vorkommen saurer Flüssigkeiten, sondern der größeren Schutzbedürftigkeit der Körperwand oder einem ähnlichen ökologischen Moment zugeschrieben werden muß. Zweckmäßigkeit in Form und Anordnung läßt sich also sicherlich nicht in allen Fällen leugnen, und das wirft, wie wir sehen werden, ein ungünstiges Licht auf Woodland's ganze Theorie.

Fahren wir indessen in der Schilderung von Anker und Platten der Paractinopoden fort. Das dem Bogen entgegengesetzte Ende des Schaftes ist zu der sogenannten „Handhabe" ausgebildet. Die Handhabe zeigt an dem der Epidermis zugekehrten Rand Rauhigkeiten, die bei gespannter Körperwand und an die Platte gedrücktem Anker die Haut ähnlich wie die Bogenspitzen vorwölben können. Bevor der Schaft in der Handhabe endet, macht er eine der inneren Bindegewebsschicht der Körperwand zugewendete verdickte Ausbuchtung, die ich vorschlage den „Wulst" des Schaftes zu nennen (vgl. Fig. C *W*).

Mit der Krümmung dieses Wulstes liegt der Anker der sogenannten Ankerplatte auf. Die Ankerplatte besitzt ungefähr Schildform; sie liegt nicht schräg wie der Anker, sondern parallel zur Epidermis oder zur Muskelschicht und ruht sozusagen auf der dichteren Bindegewebsschicht. Der schräg gestellte Anker kann der Platte infolgedessen nur an einer Stelle anliegen, nämlich an dem spitzen Ende der Platte. Dieses Ende ist wie die ganze Platte ungefähr symmetrisch gebaut und von zahlreichen, (meist) nicht ganz regelmäßigen, kleinen Löchern durchbrochen. Nur seitlich stehen ein paar größere Löcher, von denen jedes durch einen quer über die Platte ziehenden Kalk-„Bügel" in zwei zerlegt wird. Dieser Bügel kann sich in der Mitte — nur von wenigen Bügelstützen getragen — ziemlich hoch über die Platte erheben (vgl. Fig. D a), bildet aber bei unseren Formen (— unserer Schilderung ist *Leptosynapta bergensis* zugrunde gelegt —) nur einen Wulst auf dem meist als „Bügelende" bezeichneten spitzen Teil der Platte. Das Handhabenende des Ankerschaftes berührt das spitze Ende der Platte und lehnt sich mit seinem gerundeten „Wulst" an den Bügel an. Unsere Fig. C erläutert, wie

durch diese Anordnung eine Art Gelenk- oder Gleiteinrichtung für den Anker(wulst) auf der Platte entsteht. Bei den oben erwähnten Bewegungen des Ankers bleibt die Platte nämlich im wesentlichen in ihrer Lage.

Das größere, freie Ende der Ankerplatte fügt sich dem Bügelende an der Seite an, an der der Ankerschaft seinen Bogen trägt. Es ist bei vielen Synaptiden streng symmetrisch gebaut (Fig. Da) und weist bei einem Haupttypus 7 große, ungefähr kreisförmige Durchbrechungen, die „Hauptlöcher" (Fig. Da *Hl*) auf (von

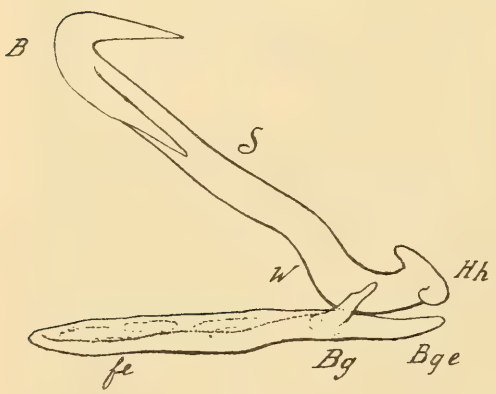


Fig. C.

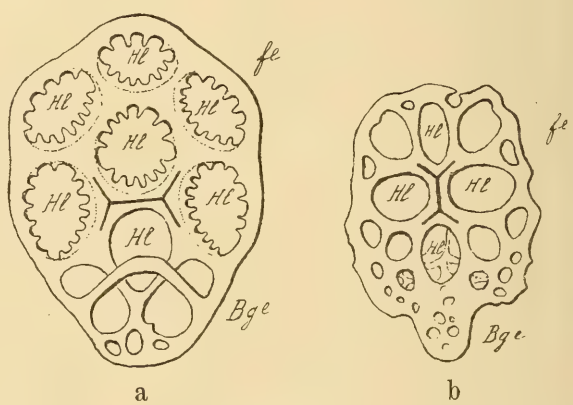


Fig. D.

Fig. C. Anker und Platte von der Seite, man sieht, wie der gerundete Handhabenteil des Ankerschaftes, der Ankerwulst (*W*), auf dem Bügelende der Platte ruht und sich dort drehen kann. *B* Ankerbogen. *S* Schaft. *Hh* Handhabe. *fe* freies Plattenende. *Bge* Bügelende. *Bg* Bügel. *Leptosynapta bergensis*. 180 : 1.

Fig. D. Zwei Ankerplatten, die die beiden Typen der normalen Ausgestaltung repräsentieren. Durch eingezeichnete schematische Primärkreuze ist die Lage des ursprünglichsten Balkens hervorgehoben. Bei Typus a liegt der Primärbalken senkrecht zum Ankerschaft, und es bilden sich 7 Hauptlöcher (*Hl*) im freien Plattenende (*fe*). Bei b dagegen liegen Ankerschaft und Primärbalken parallel, und es kommt zur Ausbildung von 4 (bzw. 8) Hauptlöchern (*Hl*).

Die Platte b hat wegen der schmalen Gestalt des Bügelendes (*Bge*)„ Handspiegelform".

Figur a gibt eine Ankerplatte von „*Synapta vittata*" wieder (so war das Präparat bezeichnet. *vittata* ist eine unsichere Art. Jedenfalls weist die Platte in die Nähe von *Synaptula hydriformis, kefersteinii* etc. und besonders von *S. recta*). Fig. b stellt eine Platte von *Labidoplax thomsonii* aus dem hinteren Körperende dar. 180 : 1.

einigen nicht selten hinzutretenden kleinen Löchern am Rande sehen wir ab). Von diesen 7 Löchern liegen 3 in der Symmetrieebene der Platte und je zwei auf jeder Seite, und zwar so, daß sich im ganzen 6 Löcher um ein Zentralloch herumlegen. Diese Löcher sind durch Kalkbalken getrennt, die nach den Löchern zu noch kleine, bestimmt gerichtete Dornen zu tragen pflegen. Die Achsen der Kalkbalken

treten immer unter einem Winkel von ungefähr 120° aneinander. Die Löcher selbst haben dementsprechend eigentlich abgerundete Sechsecksform.

Der gitterförmige Bauplan wird aus der Entwicklungsgeschichte der Platten ohne weiteres verständlich. Diese Kalkgebilde werden wie die meisten Holothurienspicula als Primärkreuz, d. h. als ein Kalkstäbchen angelegt, das sich bald an beiden Enden dichotomisch unter einem Winkel von etwa 120° gabelt (Fig. K u. Na, b sowie Fig. O). Dieses erste Kalkstäbchen finden wir in der fertigen Platte als denjenigen Balken wieder, der das Zentralloch von der dem Handhabenende am meisten genäherten großen Durchbrechung trennt (Fig. D). Die 4 Arme des Primärkreuzes verlängern sich nun bis zur Ausdehnung des ersten Stäbchens, um sich dann ihrerseits unter einem Winkel von 120° zu gabeln. Es ist leicht einzusehen, wie durch weitere Vergabelung nach diesem Schema ein Maschenwerk mit sechseckigen Löchern entstehen muß (Fig. Nc—g). Dieses Maschenwerk wächst aber nicht immer weiter und nicht nach allen Seiten gleich schnell, es hört im wesentlichen auf, wenn die 7 Hauptlöcher des freien Endes geschlossen sind. Zudem verläuft die Ausbildung des Maschenwerkes nur in Richtung des ersten Ausgangsstäbchens fast streng symmetrisch; in der dazu senkrechten Richtung tritt bald die Asymmetrie vom „freien" und „Handhabenende" hervor. Schon die beiden seitlichen großen Löcher des Handhabenendes zeigen andere Form als die regelmäßig gestalteten, entsprechenden Löcher des freien Endes, und das äußerste Loch des freien Endes findet endlich sein Äquivalent in den zahlreichen kleinen Durchbrechungen des spitzen Plattenteiles. Die ganze Platte ist nicht rund, wie es bei völlig gleichmäßigem Wachstum ungefähr zu erwarten wäre, sondern in die Länge gezogen (Fig. Da u. Fig. Gc usw.). Das dokumentiert sich schon deutlich bei der zweiten Vergabelung des Primärkreuzes, bei der die (dem freien Ende zugekehrten und) in der Längsrichtung stehenden Fortsätze in der Entwicklung meist weit voraus sind. Das ist auf unseren Figuren (Kc, d; Nc u. Re, f) deutlich zu erkennen und für unsere folgenden Betrachtungen von größter Wichtigkeit. Ein Primärkreuz ist doppelt symmetrisch gebaut. Man kann es durch zwei Schnitte in spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegen. Nachdem die oben erwähnten Fortsätze aufgetreten sind, geht die doppelte Symmetrie verloren, und es bleibt nur ein Schnitt möglich, der uns spiegelbildlich gleiche Hälften liefert. Wegen ihrer

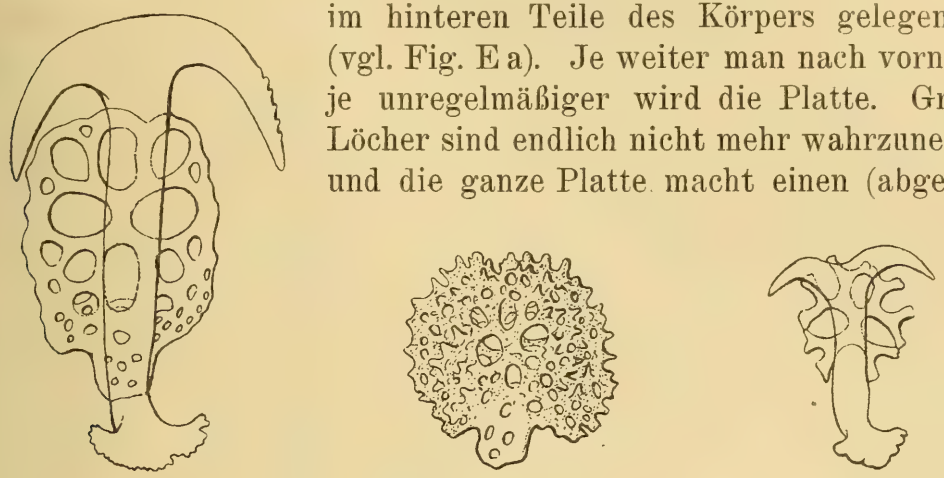
Bedeutung für die Bestimmung der definitiven Symmetrie werde ich deshalb die beiden Fortsätze als primäre Symmetriehörner (*p. S.* der Figuren) bezeichnen. Wenn man ferner von den benachbarten Enden eines Primärkreuzes diejenigen als „gleichnamig" bezeichnet, die von demselben Punkt aus entspringen, die anderen benachbarten Enden aber als „ungleichnamig", so können wir sagen, daß bei unserer Art normalerweise die Symmetriehörner an einem ungleichnamigen Paar auftreten.

Dies steht, wie bereits angedeutet wurde, damit in Zusammenhang, daß die Platte in derselben Richtung in die Länge wächst wie der Anker (mit dem sie die Symmetrieebene teilt), während das erste Stäbchen des Primärkreuzes senkrecht zum Anker liegt. Das ist nun nicht bei allen Synaptiden der Fall. W. WOODLAND (1907, 7, p. 490 u. 497) hat zuerst als Kuriosum kurz mitgeteilt, daß bei *Labidoplax digitata* das erste Stäbchen der Platte dem Ankerschaft genau so konstant parallel liegt, wie es bei *inhaerens* senkrecht darauf steht. Ich habe an anderer Stelle diese Beobachtung erweitert und ihre Bedeutung für die Systematik und das Verständnis von verschiedenen Ankerplattentypen hervorgehoben (1910a, p. 355—356). Es läßt sich nämlich zeigen, daß viele Platten nach ihrem Aussehen nur nach Art derjenigen von *Leptosynapta inhaerens* entstanden sein können (also von quer liegendem Primärkreuz ausgehen müssen: Typus I), während andere (besonders *Labidoplax*-[1]) und *Protankyra*-Arten) ohne Zweifel aus Primärkreuzen entstehen, die parallel dem Ankerschaft liegen (Typus II).

Wie gesagt, läßt sich schon an den fertigen Platten gewöhnlich erkennen, ob eine *Synapta* zu der einen oder anderen Gruppe gehört (vgl. Fig. Da u. b). Wenn eine Ankerplatte ein freies Ende besitzt mit den regelmäßigen 7 Hauptlöchern, so läßt sich mit Leichtigkeit das ursprüngliche Stäbchen angeben, und es kann daher bei den zahlreichen Arten mit solchen Platten gewöhnlich kein Zweifel darüber bestehen, daß sie zu der Gruppe mit quer liegendem Primärkreuz gehören. Die aus einem dem Ankerschaft parallelen Stäbchen

1) In der Gattung *Labidoplax* stehen sowohl Arten mit Platten nach dem I., als auch solche mit Platten nach dem II. Typus. Sie müssen vielleicht getrennt werden. Vgl. BECHER 1910a, p. 356.

hervorgegangenen Platten weisen gewöhnlich 4 größere Löcher auf, die das Primärkreuz einschließen und nach dessen Lage dann erkannt werden können. Das gilt z. B. von den Platten der *Lapidoplax thomsonii*, die im hinteren Teile des Körpers gelegen sind (vgl. Fig. E a). Je weiter man nach vorn geht, je unregelmäßiger wird die Platte. Größere Löcher sind endlich nicht mehr wahrzunehmen, und die ganze Platte macht einen (abgesehen



a b c

Fig. E.

Anker und Platten von *Labidoplax thomsonii*. a vom hinteren, b vom vorderen Körperende. Fig. c zeigt, daß auch die scheinbar ganz unregelmäßigen Platten am vorderen Körperende nach demselben Typus angelegt werden, wie die des Hinterendes. 180 : 1.

vom Handhabenende) gleichmäßig klein gelochten oder von sekundären Kalkbälkchen überwucherten Eindruck (vgl. Fig. E a u. b). Ähnliche klein und zahlreich durchbrochene Gitterplatten findet man nicht selten in anderen Gattungen (*Protankyra*), so daß man wahrscheinlich auch diese Formen auf den Typus mit parallelem Primärkreuz zurückführen kann. Überhaupt scheinen die Platten mit zum Ankerschaft parallelem Primärkreuz weniger zur Gestaltung eines regelmäßigen, mit wenig Löchern versehenen, freien Plattenendes zu neigen.

So kommt es, daß unsere Trennung zweier Plattentypen mit der Unterscheidung einer regelmäßigen und unregelmäßigen Plattenhauptform, wie sie Ludwig (1889—92, p. 37) vorgenommen hat, nahe korrespondiert. Vielleicht erhält jene Einteilung durch unsere Darlegungen ihre tiefere entwicklungsgeschichtliche Begründung. Der Begriff „unregelmäßig“ ist jedoch unscharf, und es muß betont werden, daß es auch Synapten mit querem Primärkreuz gibt, die — besonders durch Hinzukommen zahlreicher Randlöcher — unregelmäßige Platten bilden. Bei solchen Platten mit erheblich vergrößerter

Lochzahl (z. B. *Leptosynapta macrankyra*) pflegt auch die Lage des Primarstäbchens eine wechselnde zu sein. Das setzt den systematischen Wert der Primärkreuzlage etwas herab.

Bei Platten beider Typen (Fig. F) kommt es vor, daß die großen seitlichen Löcher des Handhabenendes (die oft nur eine dünne äußere Einfassung besitzen) nicht mehr zum Verschluß kommen. Dadurch wird dann der Übergang vom freien zum Bügelende ein plötzlicher, und die Platte gewinnt das Aussehen eines Handspiegels mit seinem Griff. Dieser treffende Vergleich stammt von LUDWIG (1889—1892, p. 38). *Labidoplax buskii* und *Labidoplax thomsonii* (Fig. D b u. E a, b) mögen als Vertreter der beiden Plattentypen mit Ausbildung eines Handgriffs angeführt werden. Wir halten den Vorgang der Handgriffbildung für einen Prozeß, der mehrmals auftreten kann, und bezweifeln dementsprechend die Berechtigung einer systematischen Zusammenstellung der genannten Arten mit verschiedenen Typen der Plattenbildung. Für eine Begründung dieser Ansicht muß auf frühere Arbeiten verwiesen werden (1906, p. 506, 507 u. 1910a, p. 355, 356).

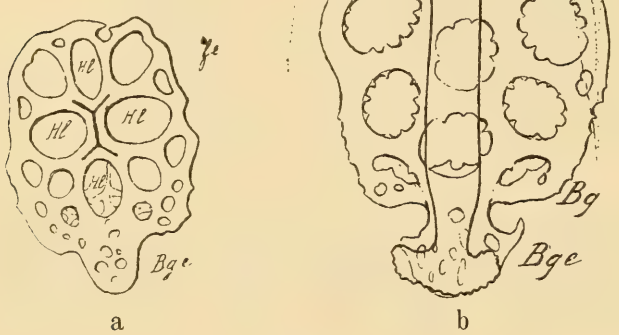


Fig. F.

Ankerplatten von Handspiegelform. a von *Labidoplax thomsonii*, b von *Leptosynapta bergensis*. Bei der ersteren Art ist die Handspiegelform normal, bei b eine gelegentliche Unvollkommenheit. *fe* freies Plattenende. *Bge* Bügelende. *Bg* Bügel. 180 : 1.

Es erübrigt noch mit einem Wort der Ankerentwicklung zu gedenken, die für unsere weiteren Darlegungen von geringerer Wichtigkeit ist. Der Anker wird als kleines, quer zur Längsachse des Tieres liegendes Stäbchen angelegt. Dieses Stäbchen wächst in die Länge bis zur Ausdehnung des definitiven Ankerschaftes und ist schon frühzeitig an dem einen Ende leicht knopf- bis keulenförmig verdickt. An diesem Ende bildet sich der Bogen, während das andere spitzere Ende die Handhabe aus sich hervorgehen läßt. Der Bogen entsteht durch Gabelung (meist nicht genau unter 120 °) und

krummes Weiterwachsen der dadurch gebildeten Armstummel. Man hat vielfach den Anker für ein Gebilde gehalten, das in seiner Form den übrigen Holothurienkalkkörpern gegenüber eine Sonderstellung einnehme. Ludwig (1889—1892, p. 56), Becher (1906, p. 508 u. 1908, p. 49 u. 50) und Woodland (1907, 7, p. 494 u. p. 497) haben aber vermutet, daß die Gabelung des Ankerschaftes der Gabelung eines Primärkreuzes entspräche. Ich habe an anderer Stelle (1910a, p. 348 ff.) meine schon 1906 gemachten und angedeuteten Beobachtungen ausgeführt und an der Entwicklung der Anker meiner *Leptosynapta minuta* jene Vermutung gerechtfertigt und bewiesen, daß die Arme des Ankers phylogenetisch nicht durch einfaches Krummwachsen (wie z. B. Woodland meint, l. c., p. 494) entstehen, sondern ursprünglich die inneren Äste einer 3fachen dichotomischen Vergabelung darstellen, deren äußere Äste völlig rudimentär sind oder — wenigstens bei *Leptosynapta minuta* — noch als kurze Auswüchse angelegt werden. Auch die Bildung der Handhabe, die hinter der Entstehung des Bogens zeitlich zurückbleibt, ist als verkümmerte Vergabelung zu deuten. Für eine genauere Darlegung der durch die Entwicklung der kleinen Anker von *L. minuta* ermöglichten Zurückführung und historisch-phylogenetischen Erklärung der Ankerform muß ich auf meine frühere Darstellung verweisen. Hier soll nur noch betont werden, daß der Anker immer früher angelegt wird [1]) als die zugehörige Platte. Sein Schaft besitzt fast definitive Länge (die Handhabe fehlt noch), und seine Arme sind (wenn auch noch nicht vollständig) bereits entwickelt, wenn das erste Stäbchen die Entwicklung der Ankerplatte beginnt (vgl. Fig. K a).

III. Die Korrelation in der Entwicklung von Anker und Platte.

Wir sind nun genügend vorbereitet, um die Korrelation in der Bildung von Anker und Platte näher zu untersuchen. Daß eine solche Korrelation besteht, läßt sich schon aus dem normalen Verhalten leicht erschließen. Anker und Platten entstehen fast immer zusammen, und sie nehmen immer eine bestimmte Lage zueinander ein. Nicht nur der Anker, sondern auch die Platte liegt immer quer zur Achse des Synaptidenkörpers; die

1) Über eine Ausnahme von dieser seit über 50 Jahren (Ayres) bekannten Regel vgl. Sluiter's (1887, p. 219) Angaben über *Synapta psara*.

Platte wird so gebildet, daß ihre Symmetrieebene mit der des Ankers zusammenfällt (Fig. A). Ankerhandhabe und Bügelende der Platte liegen immer zusammen. Wer sich mit genauen Messungen an Kalkkörpern beschäftigt hat, würde leicht ein Weiteres für die Korrelation der merkwürdigen Gebilde anführen können: die Größe von beiden — Längen und Breiten — stehen in einem ziemlich konstanten Verhältnis. So pflegt bei *Leptosynapta bergensis* die Ankerbreite die Plattenbreite um eine Kleinigkeit zu übertreffen, während bei anderen Arten die Platte regelmäßig breiter ist. Die Konstanz solcher Proportionen trotz der Verschiedenheit in der absoluten Größe bei den Platten eines Tieres weist deutlich genug auf eine gegenseitige Abhängigkeit hin (vgl. BECHER 1910a, p. 318—323).

Aber diese vom normalen Verhalten angedeutete Korrelation ist keine so sehr auffällige oder bedenkliche Erscheinung. Die korrespondierende Verkleinerung von Platte und Anker könnte von einer gemeinsamen Bedingung abhängen. In der Tat ist man meist an diesen Tatsachen vorbeigegangen, ohne in ihnen etwas besonders Erklärungsbedürftiges zu sehen. Eine viel eindringlichere Sprache als das normale Verhalten, das sich leicht auf irgendeine feste präformierte Ordnung beziehen läßt, pflegen teratologische Be-

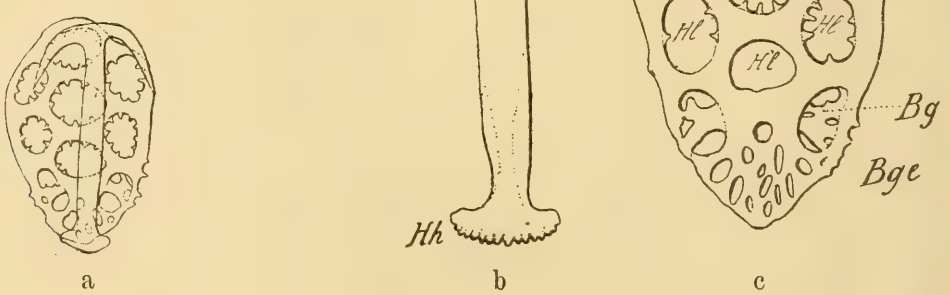


Fig. G.

Benachbarte Anker und Platten von demselben Körperwandstück einer *Leptosynapta bergensis*. Der Größenunterschied zeigt, daß dieselbe Form in proportionaler Vergrößerung bzw. Verkleinerung gebildet werden kann. *B* Bogen. *S* Schaft. *Hh* Handhabe des Ankers. *fe* bedeutet freies Plattenende. *Bge* Bügelende. *Bg* Bügel. *Hl* Hauptlöcher. 180 : 1.

obachtungen zu reden. In dem normalen Verhalten sehen wir stereotype Maschinenmäßigkeit, unter den fremden Verhältnissen abnormer Bedingungen muß die lebendige Substanz zeigen, was sie zu leisten vermag, wenn ihr die altererbten Hilfen und Wegweiser genommen sind. Nachdem die Teratologie sich zurzeit von Meckel und Geoffroy St.-Hilaire höchster Wertung erfreute, war ihre Einschätzung während des Hochstandes vergleichender und phylogenetischer Forschung in der Biologie sehr zurückgegangen. Es ist bekannt, daß die neue Forschungsrichtung, die sich mit Recht — wenn auch nicht mit alleinigem Recht — als die kausale bezeichnet, die Teratologie wieder zu Ehren gebracht hat. Besonders einer ihrer Bahnbrecher, W. Roux, hat überzeugend dargetan, wie Mißbildungen nicht selten ähnliche Schlüsse gestatten und zu ähnlichen allgemeinen und weittragenden Anschauungen führen wie das Experiment. In der Tat sehen wir den Organismus in den Mißbildungen bei Wegfall eines Teiles normaler Bedingungen reagieren, so daß wir zu einem Urteil über die kausale Bedeutung der weggefallenen bzw. bleibenden Bedingungen gelangen können. Ohne Zweifel hat das Experiment alle Vorzüge zielbewußter Arbeit, indem bei ihm gerade diejenigen Bedingungen mit Absicht ausgeschaltet oder variiert werden, über deren Wirksamkeit die Aufklärung am erwünschtesten ist. Das Experiment kann beliebig gerichtet werden und vermag ganz neue Bedingungen zu setzen, wogegen wir bei den Mißbildungen auf das angewiesen sind, was uns der Zufall darbietet. Aber es darf auf der anderen Seite nicht übersehen werden, daß die veränderten Bedingungen, unter denen Mißbildungen entstehen, dem Organismus viel adäquater sein können, mit geringeren Störungen verbunden sind und in Hebel des organischen Getriebes eingreifen können, die dem immer verhältnismäßig roh arbeitenden Experimentator völlig unzugänglich sind. Daher muß auch der Experimentator oft anormale Vorgänge bei seinen Experimenten mit benutzen; man denke an Boveri's schöne Ausnutzung der anormalen Prozesse bei Dispermie. So wird der ernsthaft analysierenden Teratologie stets eine zum mindesten ergänzende Stellung in der kausalen Biologie neben dem Experiment bleiben.

Wegen der Kleinheit und Zartheit der Objekte und aus anderen Gründen sind auch wir auf die Variationen der Bedingungen angewiesen, die gelegentlich in der Natur auftreten und bei darauf gerichteter Aufmerksamkeit und ausgedehnter Beobachtung in genügender Zahl gefunden werden können. Auch wird sich ergeben, daß in unserem Falle die Änderung der Bedingungen eine so ein-

fache und klare ist, daß das Experiment kaum eine reinere Sonderung und Ausschaltung hätte bewirken können.

Mißbildungen von Ankern und Platten sind nicht selten beobachtet worden. So berichtet Ludwig (1889—1892, p. 36—37) in seinem zusammenfassenden Holothurienwerke darüber folgendes: „Ferner gibt es allerlei Abweichungen von der gewöhnlichen Gestalt der Anker, welche bald normale Vorkommnisse, bald aber auch Mißbildungen zu sein scheinen. So kennt man Anker mit Durchlöcherungen in Schaft und Bogen oder an der Übergangsstelle des Schaftes in den Bogen bei *S. tenera* Norm. und *S. digitata* (Mont.), solche mit ungleich großen oder ungleich gekrümmten und manchmal auch noch ungleich geformten Armen bei *S. asymmetrica* Ludw., *S. petersi* Semp., *S. verrilli* Théel, dann solche mit einem dritten überzähligen Arme bei *S. bidentata* Woodw. und Barr. und *S. aculeata* Théel, ferner Doppelanker, bei denen die Handhabe zu einem zweiten Ankerbogen ausgewachsen ist, bei *S. aculeata* Théel; endlich kommen auch Anker vor, deren Schaft sich nahe unter dem Ankerbogen zu einem doppelten (bei *S. vittata* (Forsk.) und *S. orsinii* Ludw.) oder selbst dreifachen (bei *S. godeffroyi* Semp.) Schafte gabelt, von denen dann jeder seine eigene Handhabe besitzt.“ Über das Verhalten der zu so mißgebildeten Ankern gehörigen Platten finden wir bei Ludwig (l. c., p. 38) die kurze Angabe: „Falls der Anker einen doppelten Schaft (s. oben) besitzt, so ist auch die Ankerplatte entsprechend abgeändert, indem sie zwei nebeneinander angebrachte Bügel ausbildet, je einen für jeden Ankerschaft, z. B. bei *S. orsinii* Ludw.“

Später hat E. Hérouard (1902, p. 47 ff., fig. 2 u. 3) zwei instruktive (freilich schematische) Abbildungen von 2 Ankern gegeben, von denen der eine 2, der andere 3 Handhabenenden besitzt. Der Schaft der Anker ist in der Nähe des Bogens einfach, verzweigt sich aber dann in 2 bzw. 3 Enden, die alle gegeneinander einen Winkel von 120° einschließen. Die zu diesen Ankern gehörigen Platten besitzen dementsprechend 2 resp. 3 Bügelenden. Aber auch Hérouard hat der aus solchen Anomalien sich ergebenden Korrelation keine weitere Beachtung geschenkt, sondern seine Funde benutzt, um daraufhin eine — wie uns scheint nicht existierende — Homologie der *Synapta*- und *Ankyroderma*-Anker zu konstruieren.[1]) Die Bemerkungen, die Hérouard unserem Problem widmet, sind

1) Eine Kritik der Hérouard'schen Darlegungen findet man in zwei früheren Arbeiten (Becher, 1908, p. 49—50 u. 1910a, p. 348—353).

folgende (l. c., p. 46): „Je n'ai pas dessein d'indiquer dans cette note les causes qui déterminent la correspondance de la symétrie des ces formations calcaires superposées, mais il est intéressant de noter en passant qu'ici, comme dans les formations calcaires superficielles des Holothurinées en général, il paraît y avoir dans les téguments des zones successives situées à différents niveaux de paroi, dans lesquelles des réseaux calcaires hexagonaux peuvent se developper parallèlement à la surface du corps de l'animal et que le réseau calcaire développé dans l'une de ces zones est orienté en concordance avec les réseaux qui se développent soit au-dessus soit au dessous de lui dans les zones superposées. Les formations calcaires de la couche profonde de la paroi semblent, au contraire, indépendantes de celles de la couche superficielle." Es ist, wie sich aus dem folgenden ergeben wird, sehr unwahrscheinlich, daß das Verhältnis von Anker und Platte ein ähnliches ist wie dasjenige der Kalkkörper verschiedener Schichten der äußeren Zone der Lederhaut. Es ist seltsam, daß Hérouard die tiefere Bedeutung der beobachteten Anomalien so völlig unbeachtet lassen konnte, daß er einer — freilich biologisch modifizierten — Krystallisationstheorie der Kalkkörper das Wort reden kann. Obwohl vielleicht ein richtiges Element in einer solchen Theorie steht, heißt es doch wohl an den Schwierigkeiten vorbeisehen, wenn man ausführt (l. c., p. 51): „Il y a d'après ce que nous venons d'indiquer, ainsi que d'après bien d'autres exemples que l'on pourrait donner une telle disposition géométrique dans la formation des corpuscules calcaires des Echinodermes qu'il est bien difficile de voir, comme le veulent certains auteurs, autres chose qu'une cristallisation du calcaire pour l'édification des ces formations."

Später hat noch W. Woodland mit Bezugnahme auf Hérouard's Abbildungen bemerkt, daß die Ankerplatten in Verbindung mit dem Anker modifiziert werden können (1907, 7, p. 497). Woodland glaubt, daß sich die Platten kaum ohne den Anker zu normaler Gestalt entwickeln könnten, und fügt in Klammern eine Bemerkung über ihre Abhängigkeit bei (l. c., p. 495): „It is, indeed, hard to suppose that the plates would assume the normal shape (which is modified in connection with the anchor[1]) when developed by themselves."

Diese kurzen Bemerkungen sind, soweit ich sehe, alles Wesentliche, was in der Literatur über unseren Gegenstand vorliegt. Ich gehe nun

1) This is conspicuously shown in the abnormalities figured by Hérouard (2).

dazu über, die von mir beobachteten Anomalien zu schildern. In diesem Abschnitt sollen nur die Tatsachen mitgeteilt werden mit Einschluß der Abhängigkeitsverhältnisse, die sich daraus ergeben. Die genauere Diskussion muß einem weiteren Abschnitt überlassen bleiben.

Da sich der Anker früher anlegt als die Platte, so macht es den Eindruck, daß er die unabhängige Variable in dem Abhängigkeitsverhältnis darstellt. Wir wollen daher immer die Gestalt des Ankers in unserem Bericht voranstellen.

Nicht allzuselten findet man Anomalien wie die in Fig. Ha abgebildete. Der Bogen des Ankers ist normal ausgebildet. Vom Ankerschaft ist sozusagen nur die dem Bogen benachbarte Hälfte normal. Dann teilt sich nämlich der Schaft unter ungefähr 120° in 2, von denen jeder einen Wulst und eine ganz normale Handhabe aufweist. Das rechte dieser Handhabenenden ist etwas kürzer als das linke.

Nun die zugehörige Platte. Das freie Ende der Platte ist ungefähr normal ausgebildet. Das äußerste Loch ist zwar nicht vollkommen geschlossen — was vielleicht auf die verhältnismäßig geringe Größe oder auf die etwas nach dem Bügelende hin verschobene Lage des Ankers bezogen werden könnte —, indessen sind solche kleine Mängel in der Ausbildung auch unter sonst normalen Verhältnissen nicht selten anzutreffen. Im ganzen können wir sagen, daß im vorliegenden Falle dem normalen Bogenteil des Ankers ein normales freies Plattenende entspricht. Dagegen finden wir das Bügelende der Platte entsprechend dem verdoppelten Handhabenende des Ankers modifiziert. Vergleicht man die Platte mit der oben (Fig. Gc) wiedergegebenen normalen Ankerplatte, so zeigt sich deutlich, daß nicht in der Symmetrieebene ein spitzes Ende vorhanden ist, sondern daß die Platte am Bügelende in der Symmetrielinie stumpf endigt, dafür aber seitlich je zwei abgerundete Ecken aufweist. Es ist unverkennbar, daß diese spitzen Enden genau unter den beiden Handhabenenden gelagert sind, und so dürfte es keinem Zweifel unterliegen, daß es sich um 2 Bügelenden handelt. Wir haben also hier den schon von Ludwig erwähnten und von Hérouard schematisch dargestellten Fall vor uns. Unsere Platte unterscheidet sich allerdings von dem Hérouard'schen Schema dadurch, daß in unserem Fall der Verzweigungspunkt des Schaftes nicht über dem Zentralloch des freien Endes liegt und daß die Bügelenden weniger ausgeprägt an verschiedenen Seiten ansitzen. Ob dieser Unterschied an Hérouard's Schematisierung liegt oder

(wie wohl denkbar) in der Verschiedenheit der Objekte selbst begründet ist, mag dahingestellt bleiben.

Bei genauerem Zusehen sind auch die beiden Bügel leicht aufzufinden. Sie liegen in der Nähe des siebenten großen, dem Bügelende anliegenden Loches. Auf der linken Seite ist der Bügel deutlicher wahrzunehmen, während er rechts (unmittelbar neben dem rechten Schaft) nur angedeutet scheint. Überhaupt ist das linke Bügelende besser entwickelt als das rechte — offenbar in Korrelation zu der entsprechend verschiedenen Ausbildung der Handhabenenden. Dieser Umstand zeigt, daß nicht nur eine Korrelation in großen Zügen besteht, sondern daß die Abhängigkeit eine sehr feine und ins einzelne gehende ist. Um Zufall kann es sich bei dieser Abhängigkeit der Größenverhältnisse von Handhaben- und Bügelende nicht handeln; denn ich habe mehrfach ganz entsprechende Anormalitäten, auch bei anderen Arten, gefunden.

Übrigens sind die Mißbildungen durchaus nicht so mathematisch regelmäßig, wie Hérouard's beide Zeichnungen erwarten lassen. Der Winkel von 120° spielt zwar bei den anormalen Verzweigungen ebenso eine große Rolle wie bei den normalen Spiculabildungsvorgängen, indessen kommt ihm durchaus nicht — wie man früher gemeint hat — ein Monopol zu. Fig. Hb gibt uns eine Mißbildung wieder, die das deutlich beweist. Der kräftige Ankerschaft ist nahe seinem Handhabenende wieder in zwei Äste gespalten, die einen schwachen Wulst und wohlausgebildete Handhabenenden erkennen lassen. Diese Äste divergieren unter einem spitzen Winkel (von ungefähr 60°). Dementsprechend sind auch zwei schön ausgebildete spitze Bügelenden vorhanden, die wiederum genau unter den Ankerschaftästen liegen. Ich denke, daß diese Tatsachen deutlich genug zeigen, daß das Bügelende in seiner Ausbildung von dem Handhabenende des Ankers beherrscht wird. Es ist unmöglich, sich vorzustellen, daß irgendein Zufall zwei unter 120° divergierende Wachstumsrichtungen in beiden Skeletteilen begünstigte; sondern wir sehen, daß die Platte in der Ausbildung des Bügelendes bei beliebigem Winkel der Verzweigung der Ankermißbildung genau folgt und auch die Größe des Bügelendes durch die Verhältnisse der korrespondierenden Handhabe bestimmt wird.

Auch läßt sich schon deutlich erkennen, daß die hier vorliegende Korrelation unmöglich funktioneller Natur sein kann. Der Wulst des normalen Ankers dreht sich auf der Platte, gegen

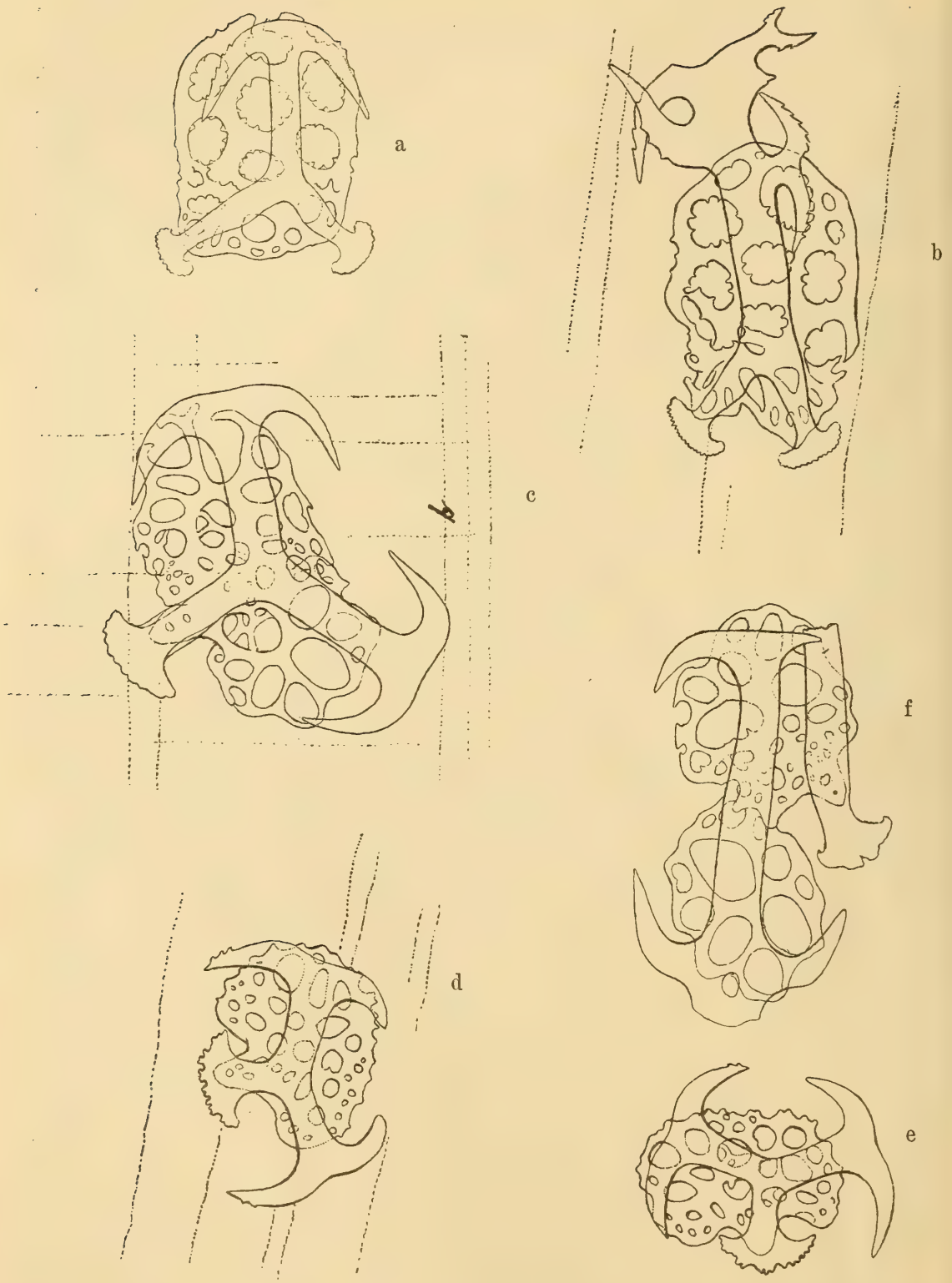


Fig. H.

Korrelative Doppelbildungen an Anker und Platte. a u. b zeigen Verdoppelungen von Handhaben- bzw. Bügelenden (bei *Leptosynapta bergensis*). Die Figuren c, d, e, f zeigen doppelte Bogenenden am Anker und doppelte freie Enden an den Platten (bei *Labidoplax thomsonii*). Bei b, c, d sind Querfältchen (*q*) der Körperwand eingezeichnet. 180 : 1.

den Bügel gestützt. Eine genau entsprechende Bewegung ist unmöglich, wenn zwei stark divergierende Handhabenenden vorhanden sind. Sie ist völlig unmöglich in Fällen, bei denen (wie bei dem von Hérouard [Fig. 3] abgebildeten) 2 von 3 Ästen des Schaftes dem Bogen zu laufen. Diese Äste können auf der Platte unmöglich ähnlich gleiten wie der normale Schaft. Eine funktionelle Beeinflussung der Platte ist also gänzlich abzuweisen. Das korrelative Verhältnis der Handhaben zum Bügelende ist also nicht so aufzufassen, daß durch das Gleiten des Wulstes auf dem Rande der in Entstehung begriffenen Platte die bildende Matrix derselben zu vermehrtem Wachstum an der betreffenden Stelle veranlaßt würde. Diese schon hier unwahrscheinliche, aber immerhin erwähnenswerte Erklärungsmöglichkeit wird sich an späteren Stellen als gänzlich unzulänglich erweisen.

Doch zurück zu der eben betrachteten Mißbildung (Fig. H b). Diese beschränkt sich nicht auf das Handhaben- bzw. Bügelende. Auch der Bogen ist gänzlich deformiert. An Stelle zweier regelregelmäßiger Arme sehen wir mehrere unregelmäßige Hörner. Die Zähnchen dieser Hörner beweisen uns, daß ihre Bildung von der Matrix auch dann noch in typischer Weise geleistet werden kann, wenn die Träger dieser Gebilde und die Architektonik des Ganzen sehr geändert sind. Bemerkenswert ist übrigens, daß auch unter so stark variierten Verhältnissen die Zähnchen wie beim normalen Bogen immer auf der konvexen Seite sitzen und ihre Spitzen von der Spitze des sie tragenden Kalkhornes abwenden. Weshalb?! In der schon vorhandenen Gestalt müssen Bedingungen für das „Wie“ ihrer weiteren Ausbildung gelegen sein. Das soll später genauer erörtert werden.

Entsprechend der anormalen Gestaltung des Bogenendes am Anker ist auch das freie Plattenende in seiner äußersten Partie anormal gebildet. Es läßt die gewöhnliche Regelmäßigkeit vermissen; seine Symmetrie ist gestört. Wie die rechte Ankerbogenseite zu schwach ist, so ist auch das rechte Plattenende zu kurz gekommen: eines der 7 Hauptlöcher ist auf dieser Seite durch zwei geringfügige Durchbrechungen ersetzt.

Schon diese unregelmäßige und ungünstige Mißbildung des Bogenendes läßt darauf schließen, daß auch diese Enden von Anker und Platte in ihrer Bildung voneinander abhängig sind. Das ist insofern interessant, als sich Anker und Platte an dieser Stelle nicht

so nahe liegen wie an dem entgegengesetzten Ende, was wiederum eine funktionelle Beeinflussung völlig unwahrscheinlich macht.

Unsere bisherigen Abbildungen bezogen sich auf *Leptosynapta bergensis* (von Helgoland); die Korrelation von Ankerbogen und freiem Plattenende sollen im folgenden an 4 sehr merkwürdigen Mißbildungen von *Labidoplax thomsonii* studiert werden (Fig. H c—f).

Die ersten 3 derselben sind sehr regelmäßig. Der Ankerschaft ist auch hier unter etwa 120° gegabelt. Aber der unpaare Teil ist diesmal das Handhabenende. Dagegen ist das entgegengesetzte Ende gespalten, und jeder der sehr gleichmäßig ausgebildeten Äste trägt einen wohlentwickelten Bogen. Die Ankerplatten von *Labidoplax thomsonii* gehören zu denen, die wegen der schmalen Form des Bügelendes Handspiegelform besitzen (Fig. F a). In unseren Mißbildungen finden wir diesen Handgriff (Bügelende) in ziemlich typischer Ausbildung und in Einzahl unter der unpaaren Handhabe des Ankers. Anders das freie Plattenende! Entsprechend der doppelten Ausbildung der Bogenhälfte des Ankers sind auch deutlich zwei freie Plattenenden zu erkennen. Daß es sich um zwei Enden handelt, sieht man bei Fig. H c deutlich daran, daß in der Mitte eine Zone mit kleineren Löchern liegt, daß dagegen an jeder Seite die großen etwas unregelmäßigen Löcher sichtbar werden, die in ähnlicher Weise in normalen Platten anzutreffen sind. Unsere Mißbildung zeigt also aufs klarste, daß auch Ankerbogen und freies Plattenende in morphogenetischer Abhängigkeit stehen.

Was die Entstehung dieser Mißbildungen (Fig. H c–e) angeht, so scheint es mir wahrscheinlich, daß dieselben nicht oder wenigstens nicht alle dadurch entstanden sind, daß sich das Primärstäbchen des Ankers in 2 Bogenenden gabelte, sondern dadurch, daß der Schaft mit einem normalen Bogenende sich gabelte und nun an einem Ast einen zweiten Bogen, am anderen eine Handhabe entwickelte. Dafür spricht einerseits, daß unter einem (dem sekundären) Ankerbogen das entsprechende Plattenende kleiner ist (Fig. H d und e), und andererseits, daß der Schaft des anderen, also des vermuteten primären Bogens, in normaler Querrichtung zur Körperachse liegt (Fig. H c und d).

Im Gegensatz zu Fig. H c, d, e gibt die letzte Abbildung (Fig. H f) eine sehr komplizierte Mißbildung. Die Analyse derselben ist jedoch von hohem Interesse. Wir sehen zunächst einen großen Doppelanker. An der einen Seite trägt derselbe einen Bogen, der in seiner Mitte unnatürlich verdickt und von einem Loch durchbohrt ist. Das andere

Ende des Schaftes zeigt in seiner Biegung zwar Anklänge an ein Handhabenende, trägt aber auch einen Bogen, dessen einer Arm allerdings nur durch eine kurze Spitze angedeutet ist.

Entsprechend diesem Doppelanker haben wir sozusagen eine Doppelplatte, deren Umriß im ganzen ungefähr einer 8 gleicht. Aber wie der Anker aus zwei Bogenteilen zusammengesetzt ist, so besteht die Platte deutlich aus zwei freien Enden. Und wie den beiden Bogen die Handhabe fehlt, so suchen wir an der Berührungsstelle der beiden Platten vergeblich nach einem Bügelende. Es ist kaum nötig anzuführen, wie somit dieses Gebilde in seinen positiven und negativen Eigenschaften die Korrelation der Teile von Anker und Platte dartut.

Die Sprache, die das Präparat redet, ist aber eine noch deutlichere. Neben dem Doppelanker, und zwar seinem schwächer entwickelten Ende, liegt ein zweiter Anker. Er war in meinem Präparat zerbrochen. Das (vorhandene) Bogenende, das der Ankerplatte fern lag, ist in unserer Figur weggelassen. Das Handhabenende des Schaftes aber liegt über einem Teil der Doppelplatte. Es ist nun erstaunlich und höchst bemerkenswert, daß jene Plattenhälfte genau unter diesem Handhabenende ein kleines, aber charakteristisches Bügelende gebildet hat.

Die Entstehungsweise dieser seltsamen Mißbildung ist mir nicht völlig klar. Ist die Doppelplatte aus einem oder zwei Primärkreuzen hervorgegangen? Es könnte sein, daß unter dem Schaft des Doppelankers zunächst e i n e Platte sich zu bilden begann, die dann aber unter dem zweiten schwachen Bogen nicht eine Handhabe, sondern ein zweites freies Ende bildete. Dafür spricht der Zusammenhang beider Plattenhälften. Wahrscheinlicher ist mir, daß sich erst der Doppelanker mit beiden Bogen bildete und daß nun in der Nähe jedes Bogens ein Primärkreuz angelegt und zu einer Platte ausgebildet wurde. Diese Platten stießen dann zusammen, und es trat Verwachsung (ohne Bügelenden) ein. Dafür sprechen einige (freilich auch anders deutbare) Einzelheiten der Zusammenhangsstelle der Plattenhälften. Noch wahrscheinlicher ist — weil keine andere Platte für den zerbrochenen Anker vorhanden ist —, daß die eine Hälfte der Doppelplatte ursprünglich zu dem zerbrochenen Anker gehörte und erst später unter den Einfluß des Doppelankers kam. So erklärte sich das Auftreten des Bügelendes in einfachster Weise. Es würde dann aber wahrscheinlich, daß das über der einen Platte liegende unvollkommene Bogenende durch die schon vorhandene

Platte von der Entwicklung einer Handhabe zur Bildung eines Bogens umgestimmt worden wäre. Da sich die Handhabe gewöhnlich spät am Anker bildet, so wäre eine solche Rückwirkung der Platte auf diesen Ankerteil nicht ausgeschlossen.

Die angeführten Mißbildungen würden vollauf genügen, um die Korrelation von Anker und Platte darzutun. Die Abhängigkeit ist, wie wir fanden, eine sehr spezielle. Und dieser besondere Grad der Abhängigkeit macht es unmöglich, daß es sich nur um eine Vortäuschung handelt. Wenn nur die Symmetrieebenen von Anker und Platte zusammenfielen (oder dgl.), so wäre es leicht eine andere Erklärung ausfindig zu machen. So könnten sich beide Teile unabhängig voneinander nach Querfalten der Haut einstellen. Die speziellere Abhängigkeiten von Handhabe und Bügelende, von Ankerbogen und freiem Ende lassen eine solche Erklärung nicht zu. Hier muß eine wirkliche Bildungsabhängigkeit des einen Teiles vom anderen bestehen. Wie eine solche vorzustellen ist, kümmert uns einstweilen nicht.

So will es scheinen, als ob wir die Beweisaufnahme mit jenen Tatsachen schließen könnten. Indessen zeigen alle bisher beschriebenen Verhältnisse einen Nachteil. Sie geben uns alle die Bildungskorrelation aus dem Resultat, aus einem fertigen Zustand zu erschließen. Es wäre aber von vielleicht größerem Interesse, den Einfluß jener als bestehend erkannten Abhängigkeiten in einzelnen Schritten seines Wirkens zu verfolgen. Dieses Ziel scheint nur durch das Experiment erreichbar, das seinerseits aus anderen Gründen unmöglich ist. Es ist mir indessen gelungen in Entwicklung begriffene anormale Verhältnisse zu finden, deren Abweichung vom Normalen mit der Präzision des Experiments gesetzt zu sein scheint.

Erinnern wir uns, daß bei demjenigen Typus von Ankerplatten, dem diejenigen der *Leptosynapta bergensis* angehören, das Anlagestäbchen der Platte regelmäßig quer zu dem Schaft liegt. Bei dem anderen Plattentypus (*L. thomsonii*) liegt jenes Stäbchen ebenso konstant parallel zum Ankerschaft. Von dieser Regel war bisher keine einzige Ausnahme bekannt, obwohl sie für den ersten Plattentypus sehr oft geprüft wurde. Auch Woodland, der zuerst die parallele Lage des Stäbchens bei *L. digitata* beschrieb, hebt hervor, daß er unter großen Mengen untersuchter Bildungsstadien keine einzige Ausnahme fand. Ich kann nur bestätigen, daß man bei fast allen Exemplaren die genaueste Konstanz in der angegebenen Regel antrifft. Unter den zahlreichen darauf untersuchten Hautstücken von

L. bergensis ist es mir aber doch gelungen einige zu finden, in den Abweichungen nicht selten waren. Später habe ich auch noch bei mehreren anderen Arten Verschiedenheiten in der Lage des Primärkreuzes zum Anker nachweisen können. Anormalität oder gar völlige Unbestimmtheit in der Primärkreuzlage findet man bei denjenigen Arten, deren Platten starke Tendenz zur Lochvermehrung (wie z. B. *L. macrankyra*) bzw. sehr reichliche oder unregelmäßige Durchlochung aufweisen. Dabei ist eben die Lage des Primärkreuzes für die Architektonik der ganzen Platte ziemlich oder ganz ohne Belang. Umgekehrt sind z. B. bei *L. inhaerens*, deren 7 Hauptlöcher noch durch Form- und Größenverhältnisse individualisiert sind, Abweichungen äußerst selten. Fig. J a und b geben ein Beispiel für verschiedene Lage des Primärbalkens der Platte. Beim Stadium a liegt der Primärbalken senkrecht zum Ankerschaft, wogegen die Platte von b deutlich erkennen läßt, daß sie aus einem dem Ankerschaft parallelen Stäbchen hervorgegangen ist. Diese Abweichungen waren schon dadurch interessant, daß das Ursprungsstäbchen der Platte bei anormaler Stellung immer[1]) senkrecht zur normalen Richtung, also parallel zum Ankerschaft lag. Dieser Tatsache kommt

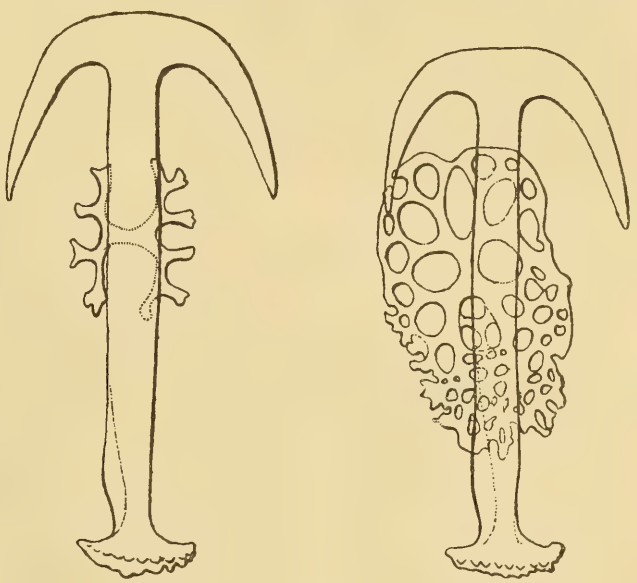


Fig. J.

Anker und Platten bzw. Plattenanlage einer *Leptosynapta duvernaea*. (So ist das Präparat bezeichnet, nach dem die Figuren gemacht sind. *L. duvernaea* wird jetzt mit *inhaerens* identifiziert. Es scheint mir aber ausgeschlossen, daß die abgebildeten Kalkkörper von *inhaerens* sind). Die Fig. a und b entstammen demselben Stückchen Körperwand, trotzdem liegt bei a das Primärstäbchen quer, während die Platte von b aus einem dem Anker parallelen Primärbalken hervorgegangen ist. 180 : 1.

1) Dieses „immer“ ist insofern etwas einzuschränken, als kleine Abweichungen von der parallelen oder senkrechten Lage natürlich vorkommen. Das „Parallelliegen“ oder „Senkrechtstehen“ ist natürlich kein mathematisch genaues; auch gilt die Regel nicht für Arten, deren Platten sehr reichliche oder unregelmäßige Durchlochung zeigen.

eine gewisse deszendenztheoretische Bedeutung zu: wir haben es hier mit einem deutlichen Beispiel von diskontinuierlicher, sprunghafter Variation zu tun. Wenn eine Form mit Plattentypus I in eine solche mit Plattentypus II überging, so drehten sich wahrscheinlich die Anlagestäbchen der Platten nicht allmählich um einen immer größer werdenden Winkel, sondern die neue Lage wurde plötzlich erreicht. Freilich muß man sich vorstellen, daß zunächst neben den Platten vom alten Typus solche vom neuen Typus auftraten und in den folgenden Generationen immer zahlreicher wurden. Die Artumwandlung war somit eine allmähliche, obwohl die Variation selbst eine sprunghafte war. Natürlich hätte sich der phylogenetische Übergang von einem Typus zum anderen auch unter Vermittlung einer Periode mit unbestimmter Primärkreuzlage vollziehen können. Vielleicht bildeten unregelmäßige Durchlochung und unbestimmte Primärkreuzlage auch den gemeinsamen Ausgangspunkt für die heute getrennten, regelmäßigen Typen.

Wir müssen uns nun wiederum früherer Betrachtungen über die normale Entwicklung der Platten erinnern. Dazu sollen uns die Figg. Ka—f behilflich sein. Das Primärkreuz, aus dem die Platte entsteht, ist doppelt symmetrisch. Die Platte selbst aber besitzt nur eine Symmetrieebene, die bei Typus I senkrecht zum ersten Anlagestäbchen liegt. Die Differenzierung vom freien und vom Bügelende — d. h. die Aufgabe der doppelten Symmetrie — dokumentiert sich nun am Primärkreuz in der Entwicklung dadurch, daß die dem Ankerbogen zugekehrten „ungleichnamigen“ Enden sich zuerst gabeln. Die Äste dieser Gabelung, von denen die inneren am stärksten ausgebildet zu sein pflegen, hatte ich die „Symmetriehörner“ (innere primäre und äußere sekundäre) genannt. Sie sind in Fig. Kc, d in ihrer normalen Lage schön zu sehen. Die vorhergehende Figur zeigt das Primärkreuz der Platte in dem Stadium, in dem es durch Verdickung der ungleichnamigen, dem Bogen zugekehrten Enden, im Begriff ist seine doppelte Symmetrie aufzugeben.

Wie verhalten sich nun die Symmetriehörner bei den abweichend liegenden Primärkreuzen? Treten sie an denselben ungleichnamigen Enden auf wie bei normaler Entwicklung? Dann müßte am Ende eine Platte entstehen, deren Symmetrieebene quer zum Anker läge, und wir könnten von Selbstdifferenzierung der Platte reden. Oder treten jetzt die Symmetriehörner an den (gleichnamigen) Enden des Primärkreuzes auf,

die nunmehr dem Ankerbogen zugekehrt sind. Mit anderen Worten: liegt korrelative Gestaltung der Platte vor?

Wir stehen hier vor einer Alternative, die der Biologe dadurch zu lösen suchen würde, daß er ein Primärkreuz künstlich um 90° drehte und die Weiterentwicklung beobachtete. Unsere Funde von Primärkreuzen, die um 90° verlagert sind, ersetzen dieses Experiment in der vollkommensten Weise. Das was der Experimentator der Weiterentwicklung des gedrehten Kalkstäbchens entnehmen würde, können wir aus einer Reihe verschiedener Entwicklungsstadien von Primärkreuzen, die um 90° gedreht sind, ablesen. Fig. Ka′—f′ stellt eine solche Reihe dar. Unsere Figuren zeigen, wie während der Plattenentwicklung an dem früher angelegten Anker nur noch die Handhabe und die Dornen des Bogens entstehen.

Das früheste Stadium (Fig. Ka′) zeigt uns ein Primärkreuz, dessen Hauptstäbchen parallel dem Ankerschaft gelagert ist, während es normalerweise quer liegen müßte. Das kleine Kalkkreuzchen ist noch doppelt symmetrisch, eine korrelative Beeinflussung und Bevorzugung einer Symmetrieebene hat noch nicht stattgefunden. Man beachte, wie durch die anormale Lage nicht mehr zwei „ungleichnamige“, sondern zwei „gleichnamige“, d. h. von demselben Punkt entspringende Äste dem Ankerbogen zugekehrt sind.

Das folgende Stadium (Fig. Kb′) zeigt deutlich, wie diese beiden gleichnamigen, dem Bogen zugekehrten Enden beginnen sich zu verdicken und in der Entwicklung vorauszueilen. Damit hört die Symmetrieebene, die senkrecht zum primären Stäbchen lag und normalerweise die übrigbleibende war, auf, das Kreuz in gleiche Hälften zu trennen. Dagegen wird nun die dazu senkrechte Symmetrieebene erhalten. Wir können also schon folgern: bei der Entwicklung der Platte wird nicht durch Selbstbestimmung festgelegt, welche der beiden ursprünglichen Symmetrieebenen des Primärkreuzes erhalten bleibt, sondern es wird unbekümmert um die Lage des Primärkreuzes korrelativ diejenige Symmetrieebene beibehalten, die mit der des Ankers zusammenfällt! In den folgenden Stadien (Fig. Kc′—d′) wird das noch viel deutlicher. An Stelle der angeschwollenen gleichnamigen Enden sind die (primären) Symmetriehörner getreten. Wenn die Platte völlig durch Selbstdifferenzierung bestimmt würde, so müßten diese Hörner an zwei seitlichen „ungleichnamigen“ Ästen sitzen. Statt dessen sind

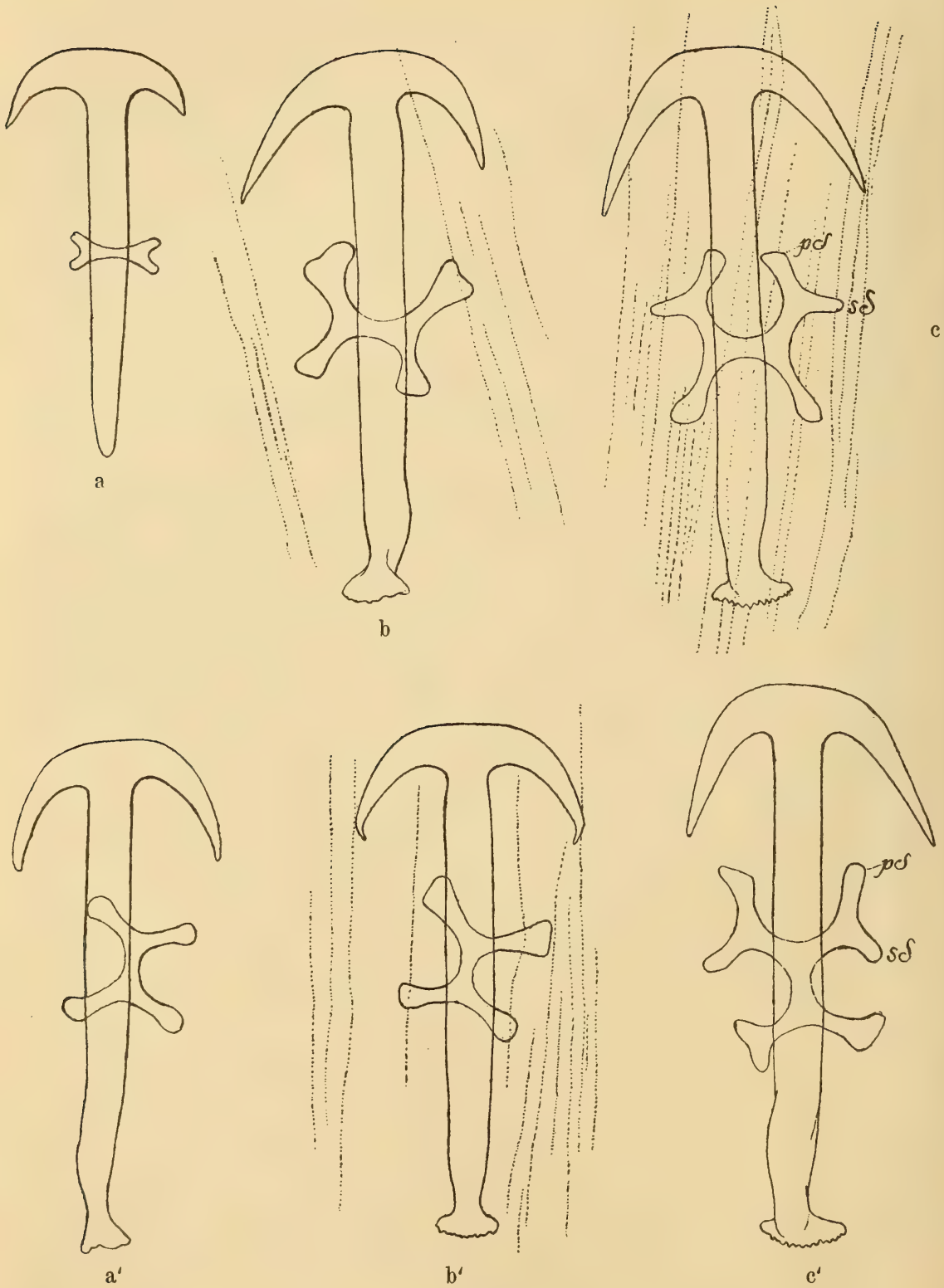


Fig. K.

Die oberste Reihe zeigt die Entwicklung eines zum Anker normal gelagerten Primärkreuzes (Typus I) von der ersten Anlage bis zur fertigen Platte. In der zweiten Reihe ist eine entsprechende Folge von anormalen Stadien abgebildet, in denen das Primärkreuz um 90° gedreht ist, so daß es dem Ankerschaft parallel liegt. Die primären Symmetriehörner (*pS*) werden trotz der Drehung korrelativ an den

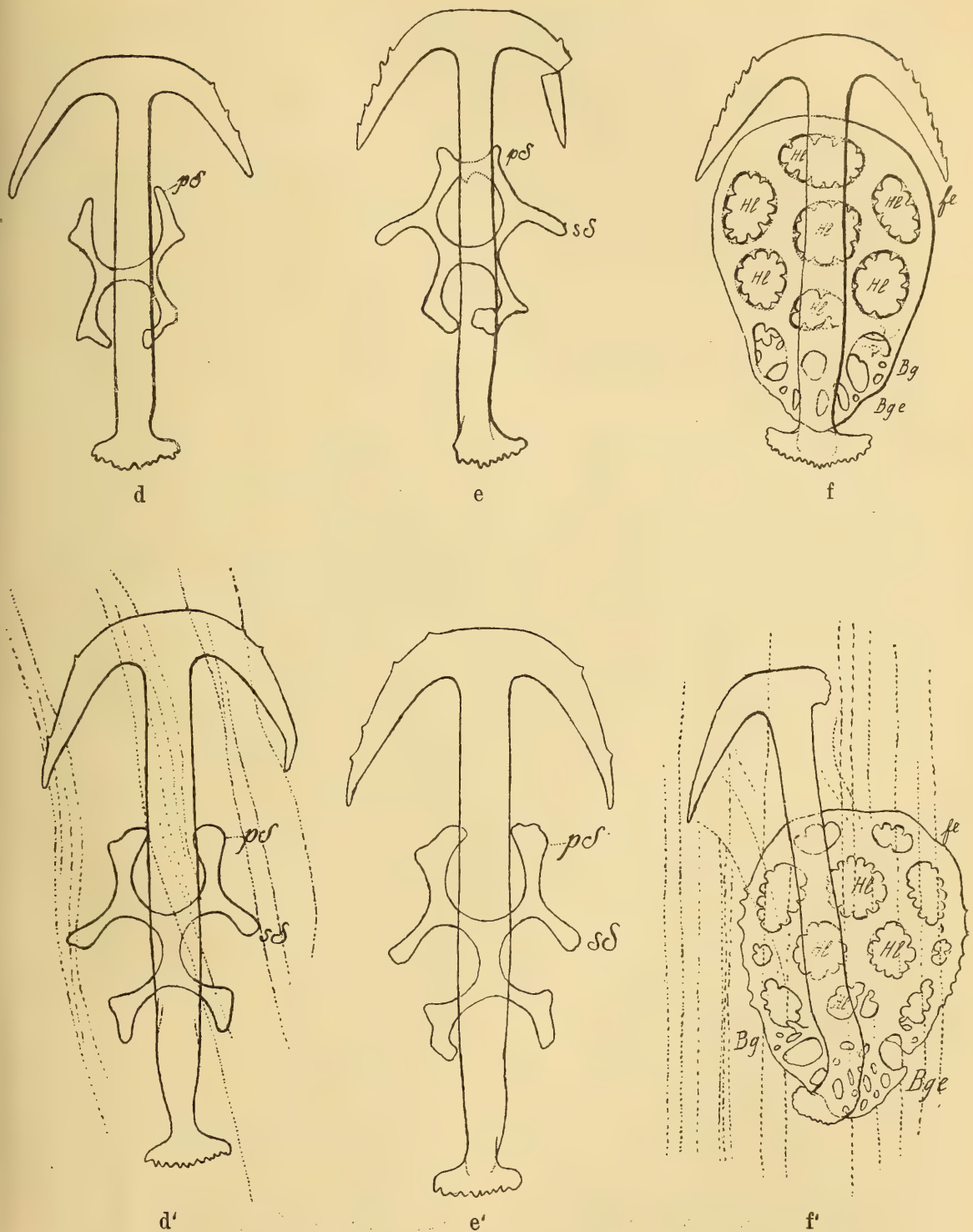


Fig. K.

dem Ankerbogen zugekehrten Enden des Primärkreuzes entwickelt. Ungeachtet der Drehung wird die entstehende Platte (f') in Symmetrie, Umriß, Bügelende etc. der normalen Platte sehr ähnlich. Nur bilden sich statt der 7 Hauptlöcher der normalen Platte bei der anormalen gerade so wie beim Plattentypus II nur 4 Hauptlöcher (*Hl*) aus. (Vgl. f u. f'). *sS* sekundäres Symmetriehorn. *fe* freies Plattenende. *Bge* Bügelende. *Bg* Bügel. Alle Stadien sind von *Leptosynapta bergensis*. 180 : 1.

sie korrelativ zum Anker wieder an denjenigen Stellen hervorgewachsen, die dem Ankerbogen benachbart sind. Nur der Winkel von 120°, unter dem die Symmetriehörner angesetzt werden, ist beibehalten. Das führt aber wegen der geänderten Stellung der Primärkreuzarme zu einer Abweichung von etwa 30° gegen die normale Lage der Symmetriehörner. Die beiden anderen Enden des Primärkreuzes zeigen erst jene Verdickung, die der Verzweigung vorausgeht. Sie sind ungefähr soweit wie die äußeren Symmetriehörner, also im ganzen um ungefähr eine Verzweigung zurück. Fig. Ke′ zeigt ein etwas weiteres Entwicklungsstadium: die (inneren) Symmetriehörner zeigen den Beginn weiterer Gabelung, und auch die hinteren Enden des Primärkreuzes stehen in Verzweigung (vgl. auch Fig. Kc—e).

Auf diesen Stadien zeigt sich, wie die Asymmetrie senkrecht zur Ankerrichtung immer mehr fortschreitet. Es ist nicht zu verkennen, daß die längsgerichteten inneren Symmetriehörner weiter ausgebildet sind als die nach der Seite laufenden, und ebenso sind auf der Handhabenseite die parallel dem Schaft laufenden Fortsätze länger als die dazugehörigen Vergabelungspaarlinge. Die ganze Weiterbildung der Platte strebt also offenbar einer Streckung in der Richtung parallel dem primärsten Kalkstäbchen zu. Das war wiederum gerade umgekehrt bei der normalen Entwicklung, wo die Platte in der dazu senkrechten Richtung ihre größte Ausdehnung erreichte.

Bei anormaler Lage des Primärkreuzes wird also nicht nur die Symmetrieebene nicht mitgedreht, sondern es wird auch die Richtung stärkeren Wachstums in Beziehung zum Primärkreuz um 90° gewendet und sozusagen in der Richtung des Ankerschaftes festgehalten. Auch beim Ausgang von einem um 90° gedrehten Primärkreuz wird also die Platte trotzdem in Richtung des Ankers längsgestreckt.[1])

Das wird durch Fig. Kf′ aufs schönste illustriert. Diese Abbildung stellt eine Platte dar, die aus einem (anormal, d. h.) parallel dem Ankerschaft gelagerten Primärkreuz hervorgegangen

1) Ich habe nur einen Anker mit anormal liegendem Primärkreuz gefunden (Textfig. L), bei dem sich die Symmetriehörner an zwei seitlichen „ungleichnamigen“ Enden des Kreuzes bilden. Es handelt sich dabei wahrscheinlich um ein nach Entwicklung der Hörner gedrehtes Primärkreuz. Bemerkenswert — obwohl vielleicht zufällig — ist, daß das dem Bogen zugekehrte Horn die stärkste Entwicklung aufweist.

und unbekümmert darum zu vollständiger Ausbildung gelangt ist. Nur einer der Ankerarme ist — offenbar später — abgebrochen. Diese Figur stellt die einzige völlig entwickelte Platte solcher Art dar, die es mir gelungen ist zu finden. Es ist von Interesse diesen merkwürdigen Fund etwas näher ins Auge zu fassen. Auf den ersten Blick scheint die Platte ganz normal, bei ihrem durchaus nicht mißgestalteten oder pathologischen Aussehen hätte sie leicht übersehen werden können.

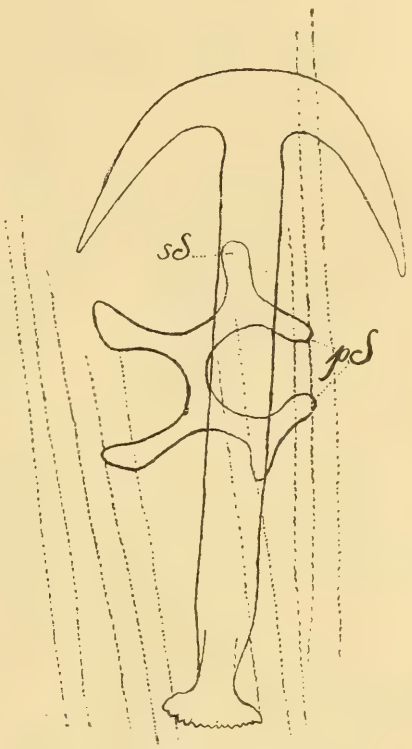


Fig. L.

Zeigt den einzigen Fall, in dem ich die Symmetriehörner (unbekümmert um den Anker) bei gedrehtem Primärkreuz an denselben Enden antraf, an denen sie aufgetreten wären, wenn keine Drehung stattgefunden hätte. Wahrscheinlich handelt es sich um eine spätere, gewaltsame Drehung. Das obere sekundäre Symmetriehorn scheint durch die Nähe des Bogens gefördert. *Leptosynapta bergensis*. *pS* primäres, *sS* sekundäres Symmetriehorn. 180:1.

Sehen wir aber näher zu, so ist es leicht im Innern den Primärstab aufzufinden, der genau in der Längsachse der Platte liegt. Das Primärkreuz ist von 4 primären Löchern umgeben, ganz analog wie bei dem Plattentypus, der immer auf ein dem Ankerschaft parallel liegendes Stäbchen zurückgeht (vgl. Fig. Db). Ich bitte nun diese Platte mit unserer Abbildung von einer normalen Ankerplatte von *L. bergensis* zu vergleichen (Fig. Kf). Um die 4 primären Löcher der anormalen Platte zieht ein Kranz kleinerer Löcher. Von diesen legen sich einige mit dreien von den dem freien Plattenrande genäherten Primärlöchern zu einer Gruppe von 7 Löchern zusammen, die an die 7 Hauptlöcher der normalen Platte erinnern. Es ist aber klar, daß sie nicht homolog sind. Andere Löcher von dem äußeren Lochkranz liegen an dem Bügelende und werden genau so von einem wohl ausgebildeten Bügel überquert wie bei einer gewöhnlichen Platte.

Überhaupt ist die Ausbildung des Bügelendes sehr beachtenswert! Bringen wir das Primärkreuz einer normalen mit dem unserer anormalen Platte zur Deckung, so würde das Bügelende der letzteren

nach einer Breitseite der normalen Platte weisen! Völlige Selbstdifferenzierung würde das Bügelende der Platte also an die Seite gebracht haben. Dagegen wird es in Wirklichkeit korrelativ in der neuen Symmetrieebene der Platte und unter der Ankerhandhabe angelegt! Wir sehen daraus, daß die morphogenen Fähigkeiten durch die anormale Lage nicht gestört sind. Das Bügelende ist so gut wie völlig normal ausgebildet. Der Ort aber, wo sie sich äußern, wird korrelativ, d. h. in einer den neuen Verhältnissen entsprechenden Weise bestimmt. Das ergibt sich auch aus der Bezahnung der Löcher und des Randes der Platte, die nicht nur an den Löchern entsteht, die denen der normalen Platte morphologisch entsprechen, sondern überall dort auftritt, wo ähnliche Verhältnisse sich darbieten. Sie fehlen am Außenrand der normalen Platte gewöhnlich dem Bügelende völlig; an der Stelle des Randes der anormalen Platte, die nach den Symmetrieverhältnissen dem Bügelende entspricht, sind sie aber vorhanden, fehlen aber wieder dem an anderer Stelle entwickelten Bügelende. Die Gestalt eines Plattenteiles bestimmt also seine weitere Ausführung. Wie das zu verstehen ist, wird uns später beschäftigen.

Sehr beachtenswert ist auch die äußere Gestalt der anormalen Platte. Der Umriß ist völlig normal. Das ist sehr merkwürdig. Wie ist es möglich, daß trotz der ganz anderen Bildungsweise des freien Plattenendes gleichwohl dasselbe Ziel, derselbe Umriß erreicht wird? Hier liegt in dem normalen und anormalen Verhalten ein merkwürdig „äquifinales“ Geschehen — wie Driesch sagen würde — vor, das nur schwer zu verstehen ist. Einstweilen wollen wir festhalten, daß die äußere Form der Platte in Korrelation zu der neuen Symmetrieebene gebildet wird. Das Problem selbst: warum nämlich auch unter den geänderten Bedingungen das Wachstum an den verschiedenen Teilen der Peripherie in feiner gegenseitiger Abstimmung gerade dann aufhört, wenn die alte Form wieder hergestellt ist, muß auf später verschoben werden.

Die eben mitgeteilten Beobachtungen über die Korrelation während der Entwicklung beziehen sich auf *Leptosynapta bergensis*, also auf eine Art mit Platten, die normalerweise nach dem ersten Typus gebaut sind. Wir untersuchten die Korrelation, die auftritt, wenn die erste Anlage von einem dem Anker parallelen Stäbchen statt

von einem zum Anker senkrechten Primärkreuz ausgeht. Es mußte nun für die Fortführung unserer Untersuchung die Aufgabe entstehen, auf dieses Ergebnis sozusagen die Probe zu machen an anormalen Stadien von Platten, die normalerweise nach dem zweiten Typus gebildet werden. Wenn wir dort durch korrelative Entwicklung eine Platte erhielten, die in dem Besitz von 4 Hauptlöchern an den anderen Typus erinnerte, so mußten wir jetzt fragen, ob auch hier eine Platte entstehen kann, bei der das Primärkreuz wie beim ersten Typus senkrecht auf dem Anker steht.

Es ist mir nach langem vergeblichen Suchen gelungen auch diesen umgekehrten Fall zu finden. Fig. M zeigt neben einem normalen Plattenentwicklungsstadium von *Labidoplax thomsonii* (also von Typus 2) 4 fast fertig entwickelte Platten, deren Primärkreuz nicht parallel, sondern senkrecht zum Anker gelegen hat. In diesem Falle ist zunächst keine korrelative Beeinflussung merklich ge-

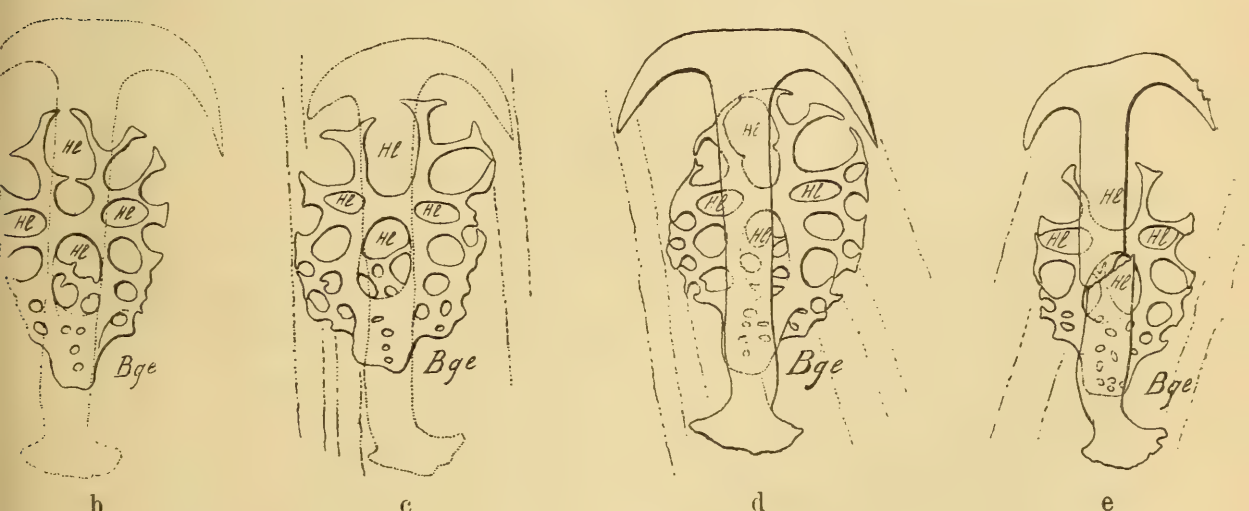


Fig. M.

Figur a stellt eine normale fast vollständige Ankerplatte vom 2. Typus dar. Der Primärbalken liegt also parallel dem Ankerschaft. Die übrigen Figuren zeigen entsprechende Entwicklungsstadien von Platten aus demselben Präparat, die anormalerweise aus einem um 90° gedrehten Primärkreuz hervorgegangen sind. Die erste Vergabelung scheint auf unabhängiger Differenzierung zu beruhen, wie aus der Lage der 2 großen und 2 kleinen Hauptlöcher (*Hl*) hervorgeht. Dagegen werden Bügelende (*Bge*) und Gesamtform korrelativ so angelegt, daß möglichste Annäherung an die normalen Beziehungen zum Anker resultieren. *Labidoplax thomsonii*. 180 : 1.

wesen; denn aus der Lage der 4 Hauptlöcher ist deutlich zu erkennen, daß sich das Primärkreuz in seiner ersten Vergabelung genau so verhalten hat wie in der normalen Lage. Fig. M a zeigt, daß normalerweise diejenigen 2 Hauptlöcher, die zwischen „gleichnamigen" Enden des Primärkreuzes eingeschlossen liegen, kleiner sind als die beiden anderen Hauptlöcher zwischen den ungleichnamigen Enden. In den Figg. M b—e finden wir nun bei gedrehtem Primärkreuz auch die größeren und kleineren Löcher in ganz entsprechender Anordnung: es ist einfach so, als ob der zentrale Teil der anormalen Platte einen um 90° gedrehten Teil der normalen Platte darstellte. Bis dahin ist also keine Korrelationswirkung nachzuweisen. Das erklärt sich offenbar einfach daraus, daß das Primärkreuz immer relativ kurze Arme besitzt, und dieser Umstand äußert sich dann bei normaler wie bei anormaler Lage in dem Größenunterschied der beiden Lochpaare.

Gehen wir aber weiter, so sehen wir auch hier aufs klarste den Einfuß korrelativer Entwicklung. Die Tendenz, das dem Bogen am meisten genäherte Hauptloch durch zwei sich entgegenwachsende Spitzen zu überbrücken, finden wir in den anormalen Platten korrelativ auf das entsprechend liegende große Loch übertragen (vgl. besonders Fig. M a und b). Vor allem aber erfolgt auch hier die Längsstreckung der Platte und das Auftreten des Bügelendes in Korrelation zu der Symmetrieebene des Ankers, und ebenso wie bei *Leptosynapta bergensis* finden wir auch hier den Umriß der Platte in auffälligster Übereinstimmung mit der normalen Form. —

An diesem Punkt der Untersuchung scheint es wiederum, als ob die Beweisaufnahme genügte. Auch glaubte ich selbst längere Zeit, daß in den mitgeteilten Funden die wesentlichsten Daten für die Beurteilung der vorliegenden Korrelation gegeben seien. Unsere Beobachtungen haben eine unzweifelhafte korrelative Abhängigkeit der Platte vom Anker ergeben. Die Mehrzahl der Leser wird ohne Bedenken gewesen sein, auch jene korrelative Festhaltung der Symmetrieebene bei gedrehtem Primärkreuz darauf zurückzuführen, daß der Anker seine Lage beibehält und daß seiner Richtung entsprechend die Symmetriehörner angesetzt werden — sei es an „gleichnamige", sei es an „ungleichnamige" Enden.

Trotzdem lassen sich gegen diese Ansicht ernste Bedenken erheben. Diese tauchten zuerst in mir auf, als ich über die Ent-

stehung derjenigen Platten nachdachte und Material sammelte, die keinen zugehörigen Anker besitzen.

Es ist natürlich die Regel, daß Anker und Platte zusammen vorkommen. Aber man trifft gelegentlich Anker, die einer zugehörigen Platte entbehren. Da sich der Anker auch normalerweise fast vollständig ausbildet, bevor die Platte ihre Entwicklung beginnt, so ist leicht einzusehen, daß ein Anker sich selbständig entwickeln kann.

Viel schwieriger ist das (allerdings weniger häufige) Auftreten ankerloser Platten zu verstehen. Woodland (1907, 7, p. 495) ist nicht ganz sicher, ob diese Platten nicht doch früher einen Anker besessen haben. Es ist in der Tat schwer verständlich, daß ein Gebilde, dessen Korrelation zu einem anderen bis in Kleinigkeiten bewiesen ist, sich gelegentlich ganz selbständig soll entwickeln können. Woodland vermutet, daß diese Platten von ihren Begleitern getrennt wurden. Es ist ja immerhin denkbar, daß einige Anker die Haut durchstechen, dann irgendwo hängen bleiben und aus der Haut entfernt werden. Auch könnte man vermuten, daß zerbrochene Anker bzw. Platten aufgelöst und so ihren Platten geraubt würden.

Trotz alledem bleibt meiner Meinung nach die Tatsache bestehen, daß sich gelegentlich Platten ohne Anker entwickeln. Man trifft auch nicht selten in Entwicklung begriffene Platten an, denen der Anker fehlt. Es wäre zwar möglich, aber es ist doch sehr gewagt kategorisch anzunehmen, daß alle diese Stadien ihren Anker besessen haben. Wenn Platten durch Auflösung ihres zerbrochenen Begleiters den Anker verlieren könnten, so müßte man fertige Platten mit Auflösungsstadien von Ankern antreffen. Doch habe ich dafür keine Belege finden können. Um das Herausgezogenwerden der Anker nachzumachen, habe ich bei lebenden Synapten bestimmte Körperpartien mit einem stark anhaftenden Leinentuch gerieben. Ich erzielte starke Verlagerungen von Ankern und Platten, aber keine glatte, störungslose Trennung. Die recht zahlreichen ankerlosen Platten und Entwicklungsstadien, die alle keine Spur von früherer Ankergegenwart und Verlagerung aufwiesen, haben mich mehr und mehr zu der Überzeugung geführt, daß selbständige Entwicklung von Platten wirklich vorkommt. So scheint es geboten, auch über diese ankerlosen Entwicklungsstadien das mitzuteilen, was unsere obigen Funde angeht.

Die Figg. Na—g stellen eine Reihe verschiedener Entwicklungsstadien einer ankerlosen, aber normal orientierten Platte dar.

Um die Orientierung erkennen zu können, habe ich in die Figuren eine Reihe von punktierten Linien eingezeichnet. Diese stellen zum Teil Quermuskelfasern der Körperwand, z. T. quergezerrte Bindegewebsfibrillen oder feinste Querfältchen der Haut dar. Da die Anker immer quer zur Längsachse des Tieres liegen, so geben uns die Linien dieselbe Richtung an, die bei den mit Ankern versehenen Platten durch den Schaft angezeigt wird.

Fig. N a stellt ein undifferenziertes Primärkreuz dar, das normal liegt. Das etwas weiter entwickelte Primärkreuz der folgenden Figur (Nb) liegt gleichfalls normal. Dementsprechend finden wir die hier schon aufgetretenen Verdickungen, die ersten Anzeichen der Asymmetrie, an einem Paar ungleichnamiger Enden: es beginnen sich bereits die Symmetriehörner zu entwickeln.

An dem in der nächsten Abbildung dargestellten Kalkkörper sind die beiden inneren (primären) Symmetriehörner wohlausgebildet, während die äußeren (sekundären) erst in Form kleiner Auswüchse erscheinen. Das Voraneilen der inneren Symmetriehörner deutet schon die Streckung der Platte an.

Die folgenden Stadien (Fig. N d, e, f) nähern sich mehr und mehr der vollendeten Platte. Zunächst wird das obere, dann das auf der anderen Seite des Primärstäbchens liegende Loch geschlossen, und in e und f steht der Verschluß der 5 anderen Hauptlöcher (*Hl*) nahe bevor. An einer Seite hat an Stelle normaler Vergabelung eine reiche Verästelung stattgefunden. Hier ist das kleingelochte Handhabenende in Bildung begriffen. Alle diese Bildungsvorgänge sind durchaus normal.

An das Ende dieser ganzen Reihe von Stadien haben wir eine fertige, ankerlose, aber normale Gitterplatte (N g) gesetzt. In der Tat weichen die ankerlosen Platten in nichts von den mit Ankern vergesellschafteten ab.

Soweit die normale Entwicklung. Im Gegensatz dazu wollen wir nun unser Augenmerk auf die in Fig. N a'—g' abgebildeten Kalkgebilde richten. Auch diese stellen Entwicklungsstadien von Kalkplatten dar. Die überall eingezeichneten (quer zur Längsachse des Tieres verlaufenden) Orientierungslinien zeigen uns aber, daß das Primärstäbchen aller dieser Gebilde gegenüber seiner Lage bei normaler Entwicklung um 90° gedreht erscheint. Wir finden hier also genau dieselbe Anomalie wie bei den mit Anker verbundenen Plattenentwicklungsstadien! Und auch hier müssen wir zunächst

hervorheben, daß die isolierten Primärkreuze entweder normal liegen oder um 90° gedreht sind, wenigstens ist es mir — abgesehen von kleinen, offenbar zufälligen Abweichungen — nicht gelungen Zwischenlagen aufzufinden.

Die Reihe der in Fig. N a'—g' abgebildeten Stadien entspricht im wesentlichen der Entwicklung, die die entsprechend gedrehten Primärkreuze in Nachbarschaft der Anker durchlaufen. Fig. Na' zeigt ein Primärkreuz mit 2 verdickten Enden. Dies sind aber diesmal nicht „ungleichnamige" Enden, sondern 2 von demselben Punkt abgehende Äste. Damit wird schon angedeutet, daß trotz der Drehung die den punktierten Linien entsprechende Richtung die definitive Symmetrie beherrscht. In dem folgenden Stadium (Fig. N b') sind die „Symmetriehörner" gebildet. Die inneren sind lang und fertig, die äußeren erst in Wachstum begriffen. Wir sehen, daß das aus dem Primärkreuz entstehende Gebilde länglich werden wird, aber die Längsachse steht nicht auf dem Primärstäbchen senkrecht, sondern fällt mit ihm zusammen. Fig. N c' zeigt ein Gebilde, bei dem auch die beiden zurückgebliebenen Fortsätze des Primärkreuzes die Verzweigung begonnen haben. Von den Symmetriehörnern sind auch die äußeren (sekundären) erschienen.

Die nächste Abbildung (N d') erläutert, wie durch fortschreitende Verzweigung die 4 das Primärkreuz umgebenden Löcher dem Verschluß nahe sind. Es sind dies wieder jene 4 zentralen Löcher, die uns von den Synaptidenplatten vom 2. Typus und von den früher besprochenen Abnormitäten her schon vertraut sind. Wer sich die Mühe nimmt nachzuzählen, wird finden, daß auch auf diesem Stadium die inneren Symmetriehörner (in ihren Deszendenten), mit den entgegengesetzten Fortsätzen verglichen, um eine Verzweigung voraus sind.

Fig. N e' läßt erkennen, wie sich um die 4 ersten Löcher (*Hl*) ein Kranz weiterer Durchbrechungen zu bilden beginnt. Die beiden verdickten (den Symmetriehörnern opponierten) Fortsätze des vorigen Stadiums haben jetzt die Bildung des Bügelendes begonnen. Die unregelmäßige Verästelung an jener Stelle würde zu dem kleingelochten Bügelende führen. Auf dem folgenden Stadium (N f') ist der Bügel selbst schon gebildet, und um das oberste der 4 Hauptlöcher ist ein Kranz weiterer Löcher im Begriff sich zu schließen. Das folgende Stadium (g') endlich zeigt die bis auf einen kleinen Defekt am Bügelende vollständige Platte. Diese von anormal gelagertem Primärkreuz aus entstandene Platte gibt im Vergleich zu

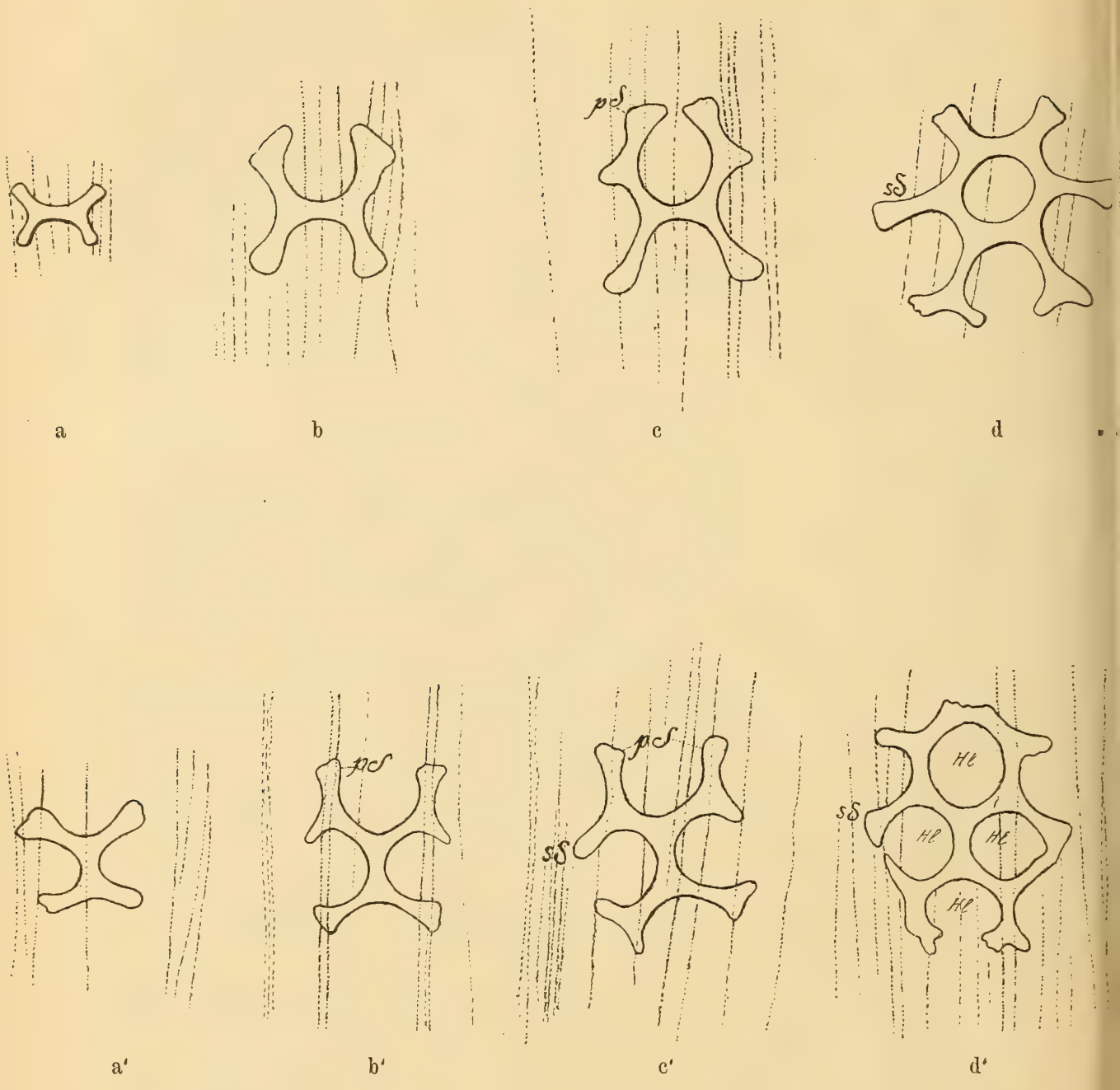


Fig. N.

Die Figuren zeigen den Verlauf der selbständigen Entwicklung von Ankerplatten ohne Anker bei normaler (obere Reihe) und bei um 90° gedrehter Lage des Primärkreuzes (untere Reihe). Man beachte in der unteren Reihe die korrelative Änderung im Auftreten der primären (*pS*) und sekundären Symmetriehörner (*sS*) sowie der anderen Verzweigungen des Primärkreuzes und der folgenden Stadien. Bei anormaler Lage des Primärkreuzes entsteht wie bei Gegenwart eines Ankers (vgl. Fig. K) eine Platte, die in der Lage der Symmetrieebene relativ zur Körperachse,

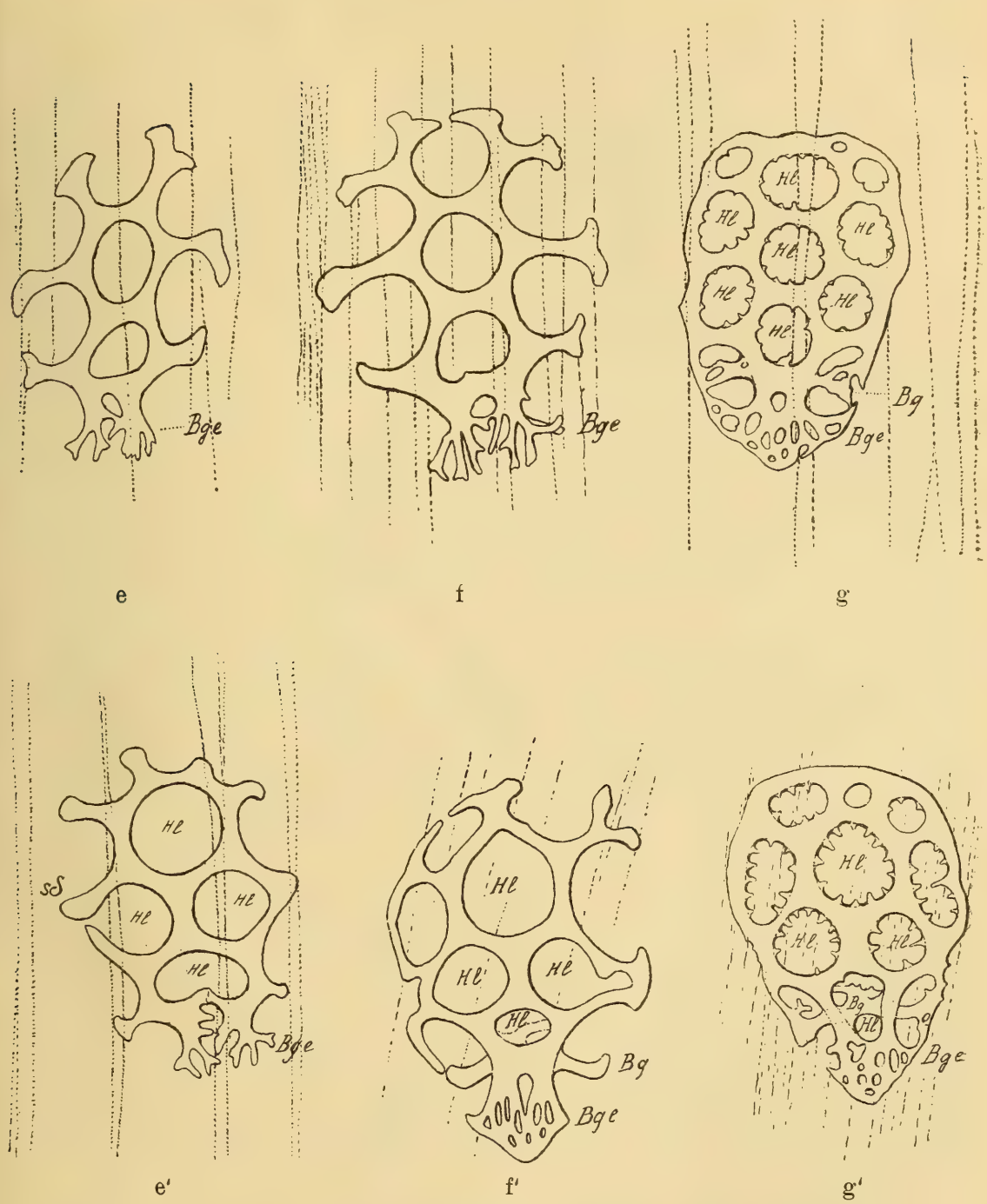


Fig. N.

ferner im Umriß, im Vorhandensein einer Gruppe von etwa 7 Löchern im freien Ende, in der Ausbildung von Bügel (*Bg*) und Bügelende (*Bge*) etc. sehr an die normale Platte erinnert. Die geänderte Primärkreuzlage bedingt aber eine Lochanordnung (4 Hauptlöcher *Hl*) wie bei Plattentypus 2. Zur Orientierung über die Richtung sind überall quer zur Längsachse des Tieres verlaufende (den Ankern parallele) Hautfältchen oder Quermuskeln eingezeichnet. Alle Stadien sind von *Leptosynapta bergensis*. 180 : 1.

der normalen (Ng) zu ähnlichen Bemerkungen Anlaß wie die früher besprochene ähnliche Platte, die sich in Gegenwart eines Ankers entwickelte. Auch hier haben wir trotz des anormalen Ausgangspunktes auffallende Ähnlichkeit mit einer normalen Platte. Das Bügelende ist in der Querrichtung des Körpers angefügt, und die Symmetrieebene fällt trotz der anfänglichen Drehung um 90° mit der Querrichtung zusammen. Die Gestalt des äußeren Umrisses ist so durchaus normal, daß man die Platte danach gar nicht als Anormalität erkennen kann. Ja noch mehr: nicht nur das Bügelende ist im einzelnen völlig typisch gebildet, sondern auch das freie Plattenende gleicht auf den ersten Blick dem normalen Aussehen aufs genaueste. Schöner noch als bei der Platte Kf' tritt hier hervor, daß sich um das obere der 4 Hauptlöcher etwa 6 Löcher herumlegen und nun eine Gruppe von Durchbrechungen bilden, die auf den ersten Blick die täuschendste Ähnlichkeit mit den 7 Hauptlöchern der typischen Platten darbieten. Nur kehrt das Sechseck der peripheren Löcher hier dem Bügel keine Spitze, sondern eine Seite zu.

Es finden sich also bei der selbständigen Entwicklung der Platten ganz ähnliche korrelative Regulationen und dieselbe Annäherung an das normale Ziel, wie wir es bei der Bildung von anormalem Ausgangspunkt aus bei Gegenwart des Ankers angetroffen haben.

Die zuletzt mitgeteilten Beobachtungen bedürfen schon in diesem Kapitel, in dem theoretische Erörterungen beiseite gelassen sind, einiger Bemerkungen.

Wird durch den Umstand, daß die korrelative Verlegung der Symmetrie und Umgestaltung der Platte auch ohne den Anker vor sich gehen, unser ganzes, vorher gewonnenes Resultat über den Haufen geworfen?[1])

---

1) Der sich hier ergebende Widerspruch zweier Gruppen von Funden, von denen die erste korrelative Abhängigkeit der Gestaltung, die zweite Selbstdifferenzierung zu beweisen scheint, erinnert lebhaft an den Gegensatz der Daten, der sich beim Linsenbildungsproblem ergab, als sich gegenüber den Experimenten von Spemann (1901, 1903, 1905) und Lewis (1904), die die Auslösung der Linsenbildung durch den Augenbecher klar zu beweisen schienen, plötzlich neue Tatsachen fanden, die die Möglichkeit unabhängiger, selbständiger Differenzierung von manchen Fisch-

Wenn wir allerdings annähmen, daß alle jene ankerlosen Platten sich mit Anker entwickelt und ihren Begleiter verloren hätten, so würden jene letzten Beobachtungen nur das früher Gewonnene bestätigen. Wir sind aber der Überzeugung, daß sich die Platten gelegentlich selbständig entwickeln, und fragen, wie wir uns unter dieser Voraussetzung zu den Funden zu stellen haben.

Halten wir zunächst einmal bei der Unsicherheit, die damit unsere Resultate zu befallen scheint, fest, daß die zuerst beschriebenen Mißbildungen einen korrelativen Einfluß des Ankers auf die Platte völlig außer Zweifel stellen. Es ist von Interesse zu beachten, daß die Abhängigkeit des freien Plattenendes vom Bogenteil und des Bügelendes von dem Handhabenabschnitt unabhängig von der Richtung zur Körperachse ist. In unseren letzten Stadien fanden wir eine Orientierung der Plattensymmetrie nach den Querlinien der Körperwand. Sollte nun eine Orientierung nach jenen Linien stattfinden, so beweisen doch unsere Abbildungen H a—e, daß diese Orientierung nicht so stark ist wie die Abhängigkeit der Platte vom Anker: wenn in Fig. H a der Schaft in der Querrichtung liegt, so bilden die beiden Handhabenenden mit jener Richtung einen Winkel. Es wird aber nicht der Querrichtung entsprechend ein Bügelende, sondern in Korrelation zu den beiden Handhabenteilen zwei spitze Plattenenden entwickelt. Fig. H b beweist in entsprechender Weise den dominierenden Einfluß der Handhabe. Die in unserer Abbildung H c wiedergegebene Doppelbildung zeigt einen Anker, dessen ungeteilter Schaftteil ungefähr 45° mit den Quer- und Längslinien der Körperwand bildet. Unbekümmert um diese falsche Orientierung ist unter der Handhabe ein Bügelende entstanden, und ebenso haben die fast entgegengesetzt gerichteten 2. Bogenteile die Platte zur Bildung zweier freier Enden gezwungen. Diese Daten (wie auch Einzelheiten jener Figuren und die Stadien H d—f) beweisen also mit Sicherheit, daß vom Anker ein korrelativer Einfluß bei der Plattenbildung ausgeht und daß dieser Einfluß der dominierende ist.

So können wir jetzt sagen, daß die sich selbständig entwickelnden Platten durchaus nicht die Ohnmacht

---

und Amphibienaugenlinsen (*Salmo salar*, *Rana esculenta*) sicherstellten (Mencl, 1903, King, 1905, Spemann, 1907b, 1908). Vgl. Spemann 1907a u. 1907c. Auch die Lösung des Widerspruches ist in beiden Fällen eine analoge.

des Ankers — wenn wir so sagen dürfen — beweisen. Wenn aus einem normal liegenden Primärkreuz auch ohne Anker eine normale Platte wird, so zeigt das nur, daß erstens die einzelnen Formcharaktere der Platte wahrscheinlich nicht vom Anker bestimmt werden, und zweitens, daß die Architektonik dieser Formelemente auch ohne Ankereinfluß zustande kommen kann. Es ist aber sehr wohl denkbar, daß auch bei ganz normalem Verlauf der Plattengestaltung der Anker insofern mitwirkt, als er den auch ohne ihn möglichen Prozeß sicherer ablaufen läßt. (Vgl. den Begriff des „doppelten Bestimmtseins“ bei Roux, 1883 u. 1881).

Immerhin würde die selbständige Entwicklung von Platten eine Abhängigkeit der Bildung von den queren Richtlinien der Haut verraten. Dafür sprechen die regelmäßige Orientierung des Primärstäbchens in der Längsachse des Tieres und die richtige Orientierung der ganzen Platte. Wenn aber die Entwicklung ankerloser normaler Platten noch den Eindruck korrelationsfreier Selbstdifferenzierung macht, so wird das Bestehen und Mitwirken von Korrelation durch die Entwicklung gedrehter isolierter Primärkreuze augenfällig bewiesen. Es muß hier eine ganz ähnliche Orientierung vorliegen wie bei der Einstellung zum Anker; denn wir fanden ganz entsprechende Bildungen.

Nun wird man nach der Handhabe, nach dem wirkenden Etwas, bei dieser Korrelation fragen müssen. Kein Naturforscher wird zu glauben geneigt sein, daß die Ankerplatte sich ohne irgendeinen Anhalt aus sich selbst (bzw. ihrer organischen Matrix) heraus in der richtigen Lage anlegt und bei unrichtiger Anlage die alte Richtung durch ein modifiziertes Wachstum erreicht. Ich glaube, daß dasjenige Element, zu dem die ankerlosen Platten in Korrelation stehen, in feinen Querfalten der Epidermis oder in Bindegewebszügen der Cutis besteht. Als querverlaufende Orientierungsmittel können sonst nur noch die wenig erforschten queren Interradialnerven und die Quermuskelfasern der Körperwand in Betracht kommen. Die Muskelschicht befindet sich aber an der inneren Grenze der Körperwand, also — wenn letztere nicht gespannt ist — weiter entfernt von der Stelle, wo die Ankerplatten liegen und ihre Entstehung nehmen.

Die Annahme, daß es Fältchen der Epidermis sind oder dergleichen,

nach denen die Richtung und Umorientierung der ankerlosen Platten stattfindet, würde durch Woodland's Behauptung gestützt werden, nach der (1907, 7, p. 486, 496 u. tab. 29 fig. 1) die Bildungszellen von Anker und Platte vom äußeren Epithel abstammen. Ich glaube allerdings fast, daß diese Ansicht, die auch schon von Semper (1868, p. 31 und 166) vermutungsweise ausgesprochen und abgelehnt wurde, irrtümlich ist [1]) und daß die Bildungszellen aus dem Mesenchym stammen, wie das sonst immer der Fall ist. Gleichwohl dürfte die Beobachtung richtig sein, daß die Plasmamasse, die den Ankern und Platten den Ursprung gibt, wenigstens anfänglich dem äußeren Epithel eng anliegt. Somit wäre eine Orientierung nach den feinen Querfältchen der Epidermis schon denkbar, aber es scheint mir auch nicht ausgeschlossen, daß der korrelative Einfluß von den vielfach quergerichteten Fasern der äußeren Bindegewebsschicht, von Nerven oder von den Quermuskelfasern ausgeht. Wie dieser Einfluß zu denken ist, soll erst später erörtert werden.

Unsere oben an letzter Stelle geschilderten Tatsachen machen die Annahme eines solchen korrelativen Einflusses notwendig. Ich sehe nichts, was dieser Annahme einer solchen Abhängigkeit der Platte widerstreitet, zumal doch der Anker selbst auch wegen seiner konstanten queren Lage einer solchen korrelativen Beeinflussung unterliegen muß. Woodland (l. c., p. 491 u. 497) hat versucht darzutun, daß es die starken Kontraktionen der Körperwand sind, die den Anker und sein Primärstäbchen mechanisch zwingen sich quer zu legen: „it seems clear that the initial granule of the spicule will elongate in the transverse grooves formed in the body-wall during such contractions. It is only necessary to mount and examine a contracted portion of the body-wall of *Synapta* to see that rigid structures like the spicules must lie in the grooves so formed, and no objection can be taken to this view on the ground that the outgrowth of the initial granule is appropriately orientated from the very first, since the grooves may be assumed to be quite capable of determining the direction of the initial as well as of the later growth of the spicule“ (1907, 7, p. 491). Auch in diesem Punkte können wir dem englischen Forscher nicht

1) Dieser Zweifel ist auch dadurch gerechtfertigt, daß Woodland an einer anderen Stelle eine unzutreffende histologische Angabe macht: zwischen Ringmuskelschicht und äußerem Epidermisepithel läßt er abgesehen von Nerven- auch Muskelfasern (!) verlaufen, ohne die Bindegewebsfasern der Cutis zu erwähnen (l. c., p. 486).

zustimmen. Das anfängliche Stäbchen des Ankers liegt schon quer, wenn es noch nicht länger ist als das Primärstäbchen der Ankerplatte. Wenn nun für dieses letztere die mechanische Möglichkeit besteht sich in die Längsrichtung des Körpers einzustellen, so ist nicht einzusehen, warum nicht etwas Ähnliches für das Ankerstäbchen gelten soll. Es scheint uns dagegen, daß die Orientierung auf weniger grobem Wege bewerkstelligt wird. Wie das zu denken ist, wird uns später beschäftigen.

Man möge mich nicht mißverstehen. Ich bezweifele durchaus nicht, daß die quere Lage der Anker und Platten zweckmäßig ist und daß sie — sei es durch Selektion oder sonstwie — diese Stellung im Laufe der Phylogenese wegen der Längskontraktionen erworben haben. Ich bestreite nur, daß die mechanischen Umstände dieser Kontraktionen noch jetzt direkt die ersten Anlagen des Ankers in ihre feste Orientierung zwingen.

Dagegen wäre es z. B. sehr wohl denkbar, daß die Kontraktionen und die sich damit ergebenden Querfalten die geringe seitliche Ausdehnung der Platte korrelativ beeinflußten. Es scheint mir nicht von vornherein ausgeschlossen, daß Primärkreuze bei Kontraktionen einem quergerichteten Druck ausgesetzt sein können und daß dieser Druck als Orientierungsmittel bei der Anlage der Symmetriehörner eine Rolle spielt. Ich sage Orientierungsmittel, weil auch hier die Querfalten das seitliche Wachstum durchaus nicht unmöglich machen oder direkt hemmen — sonst müßten ja die Löcher der Platte etwa seitlich zusammengedrückt erscheinen.

Wenn man ein Tier während der Kalkkörperentwicklung an jeder Kontraktion hindern könnte, so würde man eine Entscheidung darüber treffen können, ob dieser Faktor mitwirkt oder ob die Einstellung und Korrelation nach feinen Epidermisfalten bzw. nach Bindegewebsfibrillen stattfindet.

Wir können unsere letzten Ergebnisse dahin zusammenfassen, daß wir sagen: in anormalen Fällen, bei Mißbildungen, Doppelbildungen usw. zeigt sich mit Bestimmtheit, daß der Anker einen korrelativen Einfluß auf die Plattenbildung ausübt. Daher ist es wahrscheinlich, daß der Anker auch beim normalen Geschehen als Orientierungsmittel mitwirkt, obwohl die normalen

Bildungsvorgänge auch ohne Anker den richtigen Weg zu finden scheinen.[1]) Wir finden hier wieder die allgemeine Regel bestätigt, daß korrelative Einflüsse, deren Wirkung unter anormalen Verhältnissen klar hervortritt, im normalen morphogenen Geschehen völlig verborgen bleiben können (vgl. Becher 1909, p. 523 ff.).

Unter der Voraussetzung, daß sich ankerlose Platten wirklich selbständig entwickeln können, wurden wir dann besonders durch die Bildungsvorgänge an gedrehten isolierten Primärkreuzen zu der Annahme geführt, daß neben dem Anker noch andere Orientierungsmittel für die Platten bestehen müssen. Als solche kämen Epidermisfältchen, Bindegewebszüge, Nerven, Quermuskelfasern und große Querfaltungen (seitlicher Druck oder Enge) in Frage. Die feste Orientierung des ersten Stäbchens der Ankeranlage wie auch die gewöhnliche Längslage der Plattenprimärkreuze bestätigen die obige Annahme. Wieweit jene Orientierungsmittel beim normalen Geschehen zusammenwirken, mußten wir dahingestellt sein lassen. Dagegen ließ sich feststellen, daß die korrelativen Einflüsse des Ankers oft entbehrlich sind, andererseits aber eine über die Richtung in der Körperwand dominierende Wirkung ausüben können.

Mit diesen vorläufigen Überlegungen schließen wir diesen Abschnitt, indem wir uns die genauere Analyse für den letzten Teil unserer Arbeit vorbehalten.

---

1) Die Möglichkeit, daß zwei (mehrere) formative Reize bei einer Auslösung tätig sein können, obwohl einer entbehrlich ist, scheint auf den ersten Blick seltsam und bereitet der selektionistischen Erklärung Schwierigkeiten. Trotzdem ist eine solche „heterogene Induktion“ (Noll) wahrscheinlich für nicht wenige entwicklungsphysiologische Prozesse charakteristisch. Das gilt z. B. für die Bildung des Operculumloches der Unkenlarven, das trotz selbständiger Anlage — vielleicht darf man sagen „noch“ — durch formative Reize von seiten der vorderen Extremität gefördert wird (Braus, 1906), und für die mehr oder weniger selbständige Differenzierung der Linse, die in verschieden hohem Maß durch die Mitwirkung des Augenbechers unterstützt wird. (Spemann, 1907c, p. 37 und 1908, p. 102—103). Es ist bemerkenswert, daß die Auslösung durch verschiedene auslösende Reize bei den Reproduktionen des Gedächtnisses in einer im einzelnen ganz entsprechenden Weise vorkommt. (Die verschiedenen auslösenden Reize müssen z. B. zu einem raumzeitlichen Komplex gehört haben.)

IV. Diskussion einiger Tatsachen und Theorien über Spiculabildung.

Bei der Analyse verwickelter organischer Vorgänge bietet sich gewöhnlich zunächst ein gangbarer Weg für die Untersuchung dar. Dieser Weg besteht darin, daß man versucht in dem Komplex dasjenige zu verstehen, was dabei grob mechanisch oder physikalisch chemisch zu verstehen ist. Man kann diesen Teil des Gesamtphänomens dann sozusagen aus dem Komplex aussondern, so daß das eigentlich biologische Restphänomen um so reiner hervortritt. Dieser Forschungsweg ist sogar meist der einzige, den man einschlagen kann; er verspricht eben dasjenige, was sich der biologischen Erscheinung zunächst für ein volles Verständnis abringen läßt.

Auch die Erforschung der tierischen Gerüstbildung ist im wesentlichen diesen Weg gegangen. Ja bei diesem Gegenstand der Untersuchung wird der Forscher durch mancherlei Züge des Gegenstandes direkt auf diesen Weg gedrängt. Die nach Regeln der Statik geformte Spongiosa mancher Säugetierknochen scheint unmittelbar auf eine „mechanische" Erklärung hinzuweisen, und nicht weniger lebhaft wird dem Forscher durch das regelmäßige Maschenwerk mancher Echinodermenkalkkörper, durch die Drei- und Vierstrahler der Spongien und die geometrischen Gerüste von Radiolarien der Vorgang anorganischer Formbildung bei der Krystallisation ins Gedächtnis gerufen. In der Tat ist der Gedanke, daß die Spiculabildung mit der Krystallbildung verwandt ist und daß die Krystallisationsgesetze irgend etwas bei der Spiculabildung zu tun haben, bei fast allen Zoologen anzutreffen, die sich um das Verständnis der Gerüstbildung bemüht haben.[1])

Das gilt schon in typischer Weise von den Vorstellungen, die sich HAECKEL (1872) in der Monographie der Kalkschwämme von der Spiculabildung gemacht hatte. In diesem Werk führt HAECKEL (Vol. 1, p. 377) aus: „Als viel wichtigeres Secret des Exoderms sind hier aber besonders die Kalknadeln zu nennen, welche das Skelet zusammensetzen. Die erste Entstehung dieses Kalk-Skelets ist phylogenetisch darauf zurückzuführen, dass kohlensaure Kalkerde,

1) In der folgenden Übersicht mußte natürlich auf eine vollständige Wiedergabe aller Daten und Ansichten über Spiculabildung verzichtet werden. Über die Verhältnisse bei den Nadeln der Spongien, die auch wir häufig heranziehen mußten, kann auf MINCHIN's schöne Zusammenfassung (1910) verwiesen werden.

welche in gelöster Form mit dem ernährenden Wasserstrome aufgenommen war, von der Sarcodine des Syncytium in fester Form, als geformtes Secret, abgeschieden wurde, und als solches zwischen den Kernen des Syncytium sich ablagerte. Hierbei nahm der kohlensaure Kalk eine halb krystallinische Beschaffenheit an und gestaltete sich unter Aufnahme von Krystallwasser und in Verbindung mit einer geringen Quantität von organischer Substanz zu jenen individuellen, festen (nicht festflüssigen!) Körpern, welche durch die natürliche Züchtung als Spicula zur Skeletbildung benutzt, und späterhin durch die Wechselwirkung von Anpassung und Vererbung im Kampfe ums Dasein auf das Vielfältigste umgebildet und differenziert wurden. Ich betrachte diese Secretion der Spicula als einen Act des Stoffwechsels, welcher der Ablagerung von krystallinischen Secreten (z. B. in den Nieren) bei anderen Organismen an die Seite zu stellen, und zwar nicht als vollständige Krystallisation, wohl aber als Biokrystallisation zu deuten ist; d. h. als eine Combination der krystallisirenden Thätigkeit des kohlensauren Kalks und der organisirenden Thätigkeit der Sarcodine. Die Kalk-Spicula der Calcisspongien wären demnach als Biokrystalle aufzufassen, als Formindividuen, welche ein Mittelding zwischen einem anorganischen Krystalle und einem organischen Secrete darstellen, und deren erste Entstehung auf einem Compromisse zwischen dem Krystallisations-Bestreben des kohlensauren Kalks und der formativen Thätigkeit der verschmolzenen Zellen des Syncytiums beruht". Das Wachstum der Spicula ist anorganisches Appositionswachstum, und der absolut reguläre Dreistrahler kann nach Haeckel „als eine hemiaxonie Form des hexagonalen Krystall-Systems betrachtet werden" (l. c.). „Bei der Production der secundären Nadel-Formen ist ausserdem noch der bildende Wasserstrom und die Anpassung an andere, mehr untergeordnete äussere Existenz-Bedingungen wirksam" (ibid. p. 482).

Haeckel's Gedanke von dem Zusammenwirken von Krystallbildungsfaktoren mit spezifisch biologischen Einflüssen war zwar etwas leer programmatisch, aber nicht unglücklich. Es zeigte sich in der Folgezeit, daß Haeckel's krystallographische Deutung der Dreistrahlerform sicherlich nur halbrichtig war [1]), während sich auf

1) Maas (1904b, p. 195) fand im Gegensatz zu Sollas' (1885a, p. 381 ff.) und v. Ebner's Resultaten (1887, p. 75—90, besonders p. 82—83 u. tab. 2 u. 3) bei sehr großen leicht zu handhabenden Nadeln im parallelen wie konvergenten Licht, daß in keinem Fall irgend eine Beziehung von Nadelachsen zu Krystall- (bzw. opt.) Achsen vorhanden war.

der anderen Seite herausstellte, daß ein Kalkkörper in mancher Hinsicht das Verhalten von typischen Kalkspatkrystallen in einer von Haeckel nicht geahnten Weise zeigen kann. Diese Erkenntnis verdanken wir Sollas' (1885a) und besonders V. v. Ebner's wichtigen Untersuchungen über die Kalkkörper von Kalkschwämmen und anderen Formen (1887). Dieser Forscher glaubte zunächst auch an die vorherrschende Bedeutung einer organischen Grundsubstanz der Kalkkörper, wie sie besonders von Haeckel angenommen worden war. „Es schien das Wahrscheinlichste, dass alle Nadeln geschichtet seien, und dass die Richtung senkrecht auf die Schichtung überall gleichwerthig sei" (l. c. p. 132). Geht man aber daran, eine Kalknadel in polarisiertem Licht unter dem Mikroskop zwischen gekreuzten Nikols zu untersuchen, „und dreht man dieselbe durch alle Azimuthe, so erscheint sie bei vier Stellungen schwarz, bei vier Stellungen aber im Maximum hell, nach der Dicke in mehr weniger hohen Farben bis zum gleichmässigen Weiss, wie es bei etwas beträchtlicheren Dicken der Substanz immer auftritt. Die Nadeln sind also stark doppelbrechend und ausserdem sind die beiden Schwingungsrichtungen durch die ganze Nadel hindurch wie in einem anderen Krystall gleichgerichtet, denn sonst könnte man nicht stets vier Stellungen finden, bei welchen die Nadeln absolut schwarz wie das Gesichtsfeld erscheinen" (l. c. p. 61). Die Substanz der Nadeln ist also doppelbrechend und zwar — wie das Achsenbildverhalten und die Untersuchung mit dem Viertel-Undulations-Glimmerplättchen zeigt — optisch negativ einachsig.

Diese „optischen Erscheinungen an den Skelettheilen der Kalkschwämme lassen sich in einfachster und nächstliegendster Weise so deuten, dass jeder Skelettheil ein Individuum eines einzigen Kalkspathkrystalles darstelle, das man sich künstlich aus einem Stücke Doppelspath herausgeschnitten denken könnte." Nach der optischen Untersuchung, die nur Parallelität der optischen Achse beweist, könnte freilich auch ein polysynthetischer Zwilling vorliegen. Doch ergaben v. Ebner's Ätzversuche auch eine Parallelität der krystallographisch gleichwertigen Richtungen (l. c. p. 90—111).

Die von Haeckel auf eine organische Grundsubstanz bezogene Schichtung der Kalkkörper und der Zentralfaden — ein echter Zentralfaden (Achsenfaden im Achsenkanal) wie der der Kieselnadeln ist, wie Bütschli (1901, p. 272, 276, 281; siehe auch bei Maas 1904b, p. 200) im Gegensatz zu anderen neueren Angaben (vgl. Minchin 1910 p. 195ff.) bestätigte, nicht vorhanden — werden

von v. Ebner anders erklärt. Er wies nach, daß die Spongienspicula außer kohlensaurem Kalk noch Na, Mg, SO_3 und wahrscheinlich Wasser enthalten (l. c. p. 132). Die Schichtung würde sich durch das wechselnde Mischungsverhältnis dieser Fremdbestandteile erklären, die im allgemeinen vom Innern des Kalkkörpers nach außen zu abnehmen. Nun ist aber nach Brügelmann die gleichzeitige Ausscheidung zweier Salze aus einer Schmelze oder einer Lösung Bedingung für die Bildung von Mischkrystallen (l. c. p. 133), und als Mischkrystalle faßt v. Ebner auch die Kalkkörper auf. „Die Nadeln der Kalkschwämme sind hauptsächlich aus Kalkspath bestehende, keine organische Substanz enthaltende Individuen von Mischkrystallen, deren äussere Form — ohne Begrenzung durch wahre Krystallflächen — von der specifischen Thätigkeit eines lebenden Organismus bedingt ist[1]) und deren innere Structur, obwohl vollständig krystallinisch, durch eine eigenthümliche Vertheilung der Gemengtheile mit der äusseren Form in Beziehung steht (im Orig. gesperrt, l. c. p. 134)." Brechungsindex und Spaltbarkeit weisen nach v. Ebner auch auf die vorwiegend kalkspatartige Natur der Spongienspicula hin.[2]) Ebner hat seine Resultate bei Spongien für Echinodermen, z. B. auch für Anker und Platten, kurz bestätigt. Nun war es den Paläontologen schon bekannt, daß sich die fossilisierten großkrystallinischen Skeletstücke der Echinodermen wie einheitliche Krystalle verhalten, sowohl in optischer Hinsicht wie auch betreffs der Spaltbarkeit. Das ist sehr seltsam, denn ursprünglich sind die Kalkbildungen bei Echinodermen nicht kompakt, sondern durch und durch maschig. Diese Maschen sind erst durch die Fossilisation mit kohlensauren Kalk ausgefüllt worden, und trotzdem ist die Richtung der optischen Achse in dem organisch gebildeten und dem anorganisch eingelagerten kohlensauren Kalk dieselbe! Diese Tatsachen fanden nun eine sehr wertvolle Beleuchtung durch Resultate, die Sollas bereits 2 Jahre vor v. Ebner erhalten hatte (1885 b, p. 73). Dieser Forscher hatte nämlich nachgewiesen, daß sich an Spongien-Kalknadeln, die isoliert und in Wasser gelegt werden, das gelösten kohlensauren Kalk enthält, eine Kruste von kohlensaurem Kalk ansetzt, deren kleine Krystalle optisch genau

1) Zu ungefähr derselben Auffassung über Material und Form der Kalkschwammnadel ist später Weinschenk (1905) auf Grund seiner Untersuchungen gekommen.

2) Einige kleine, von v. Ebner vielleicht noch überschätzte Unterschiede im physikalischen Verhalten (geringeres spez. Gewicht, Auftreten von Gasbläschen im Inneren beim Erhitzen) sind aber vorhanden.

so orientiert sind wie die Masse des organisch entstandenen Spiculums. Die Lage der Rhomboeder zur Oberfläche soll in den Kalkkörpern eine ganz ähnliche sein wie in dem Kalkspat, der die Kammer eines Ammoniten ausfüllt etc. So kommt Sollas zu dem Schluß, daß „we may suppose that the deposition of calcite within the spicule sheath occurred according to just the same laws as those which are followed in the purely mineral world (1885a, p. 389)."

Damit hatte die Krystallisationstheorie ihren Höhepunkt erreicht. Die angeführten Resultate wurden in späterer Zeit mehrfach bestätigt und präzisiert, so von Bidder (1898, p. 61—71), der auch die Annahme einer Formbestimmung durch die Krystallisation des Materials wieder aufnahm, und von Maas (1904b), der bei den Nadeln etwas geringere Brüchigkeit, aber ebenso schöne Spaltflächen fand wie beim Kalkspat (p. 195); Bütschli (1901) fand im physikalisch-chemischen Verhalten einige weitere Übereinstimmungen von Kalknadeln und Kalkspat. So zeigte er z. B., daß auch der krystallinische Kalkspat für Kalilauge nicht unangreifbar (p. 272) ist (wie v. Ebner angab l. c. p. 108). Maas (1904b) hat die Einwirkung von Laugen auf die Nadeln genau nachuntersucht und gefunden, „daß wohl die einheitliche Beschaffenheit der Nadel als Ganzes, als organisches Gebilde, eine Veränderung erfährt, nicht aber ihr mineralischer Bestand dabei angegriffen wird" (l. c., p. 196). Z. B. scheint bei Einwirkung von Natronlauge die Nadel unter Erhaltung einer Scheide [1]) vom Rande her angefressen zu werden. Dieses Anfressen besteht aber nicht in einer Auflösung, sondern in einer „Desaggregierung" der einzelnen Bestandteile der Nadel, die von außen nach innen unregelmäßig fortschreitet und dabei manchmal auf

1) Die bei der Auflösung zurückbleibende „Scheide" (Rest) kann nach Bütschli (1901, p. 275 bis 278) nicht mit der von Kölliker, Haeckel, v. Ebner und Minchin beschriebenen organischen Umhüllung verglichen werden. Die mit Kalilauge isolierbaren sogenannten Scheiden sollen nach Bütschli nicht nur aus organischem Material bestehen (l. c., p. 278 u. 281). Später (in der Diskussion zu Maas' Vortrag 1904b, p. 200) leugnet Bütschli die Exitsenz einer Scheide an isolierten Kalknadeln. Auch Maas (1904b, p. 201) findet an isolierten Nadeln keine Scheide und setzt dieselbe „nur auf Rechnung der secernierenden Zelle." Minchin u. Reid (1908, p. 666ff.) zeigten jedoch, daß an den mit Eau de Javelle isolierten Nadeln eine Scheide erhalten bleibt. Die verschiedenen Autoren scheinen unter „Spiculascheide" verschiedenes zu verstehen. Die Frage ist — wie diejenige nach der Existenz eines Achsenfadens und die feinere Histologie der Kalkspicula überhaupt — noch in einem „chaotischen" Stadium. Vgl. Woodland 1910 p. 191—197 u. 266.

einem Stadium ein dünnes axiales Calcitstäbchen allein in dem ursprünglichen Verhalten hervortreten läßt. Bei dieser Desaggregierung bleiben die einzelnen Kalkspatteilchen als solche durchaus erhalten, nur ihre übereinstimmende optische Orientierung geht verloren. Ähnliche Einzelpartikel kohlensauren Kalks werden auch nach stärkerem Erhitzen sichtbar, und Maas findet (obwohl sich die Bräunung beim Erhitzen nicht durch organische Kohleteilchen, sondern durch Auftreten kleiner Gasblasen oder Räume [v. Ebner 1887, p. 118, Bütschli, 1901, p. 272] erklären läßt) die natürlichste Erklärung für das Desaggregierungsverhalten in der Annahme einer organischen Substanz, „die in feinster Verteilung, etwa als zartes Wabenwerk, sich durch die ganze Nadel ausspannt. Bei Einwirkung von Alkalien quillt diese Substanz und die einzelnen Partikel geraten dadurch aus ihrer Lage".

„Die Annahme einer solchen Substanz auch innerhalb der Nadel hindert nicht daran, die letztere als einheitliches Kalkspatindividuum zu betrachten, wie es nach der optischen Untersuchung zweifellos ist. Auch sonst kommt in der Natur der Kalkspat mit beträchtlichen fremden Beimengungen vor, ohne daß diese seine Kristallisationsfähigkeit und Form stören. Ja es gibt sogar Kalkspate, die mehr fremde Substanz (60 % und mehr Quarz) aufweisen, als eigne und dennoch in den schönsten großen Rhomboederformen auskristallisiert sind" (l. c. p. 197).

Auch der Einwand, daß sich die Krystallbildung schneller vollzieht als die Spiculabildung, trifft bei den Nadeln der Kalkschwämme nicht zu; im Gegenteil wachsen die jungen Schwammspicula nach Maas (1900b, p. 3 u. 1900a, p. 225) sehr schnell und sicher schneller als die Krystalle des so schwer löslichen Kalkspats (1904b, p. 198).

So läßt sich nicht leugnen, daß eine Reihe unzweifelhafter Tatsachen für die hohe Bedeutung des Krystallisationsprozesses bei der Spiculabildung sprechen. Diese suggestiven Tatsachen verfehlten nicht die ganzen Anschauungen über die Natur der Formbildung bei Entstehung der Gerüste zu beeinflussen und eine Überschätzung der rein anorganischen Faktoren dieses verwickelten Prozesses nach sich zu ziehen.

Inzwischen waren aber andererseits Tatsachen[1])

1) Auch Marshall (1876) p. 118—119), Ridley u. Dendy (1887, p. XIV) und Arévalo (1906, nach Minchin 1910) hielten die Formbestimmung

bekannt geworden, die geeignet waren, vor einer Überschätzung des Krystallbildungsfaktors zu warnen. Diese Tatsachen lagen einerseits in dem Verhalten der Kieselspicula, deren Kieselsäure — wie schon seit Ehrenberg und M. Schultze 1860 bekannt ist — nicht in krystallinischem, doppeltbrechendem (Marshall 1876 p. 119), sondern in amorphem, kolloidalem (Sollas, 1877 a p. 254 u. 1885 a p. 373—376 und andere) Zustande in den Nadeln vorhanden ist. Darauf hatte besonders Franz E. Schulze (1880, p. 443, 1887 a, p. 500 u. b) mehrfach mit Nachdruck hingewiesen. „Ich meinerseits", sagt dieser Zoologe, „muß mich gegen jeden Versuch aussprechen, die Gestalt der Spongiennadeln, mögen sie nun aus kohlensaurem Kalk oder aus Kieselsäurehydrat bestehen, in Verbindung zu bringen mit dem Krystallisationsverhalten dieser Substanzen, oder gar von demselben abzuleiten resp. aus demselben zu erklären. Dagegen spricht zunächst bei den Kieselnadeln der Umstand, daß die Kieselsäure in denselben überhaupt gar nicht in einem krystallinischen Zustande, sondern als völlig amorphes Kieselsäurehydrat oder Opal enthalten ist; was sich unter anderem dadurch markiert, daß sie nicht doppelt-, sondern einfach-lichtbrechend ist. Sodann spricht dagegen die Thatsache, daß sich die Form der betreffenden Skeletbildungen nicht auf das Krystallsystem der Substanz, aus welcher sie bestehen, beziehen oder aus demselben ableiten läßt. Ferner vertragen sich die so außerordentlich häufigen und oft recht bedeutenden Abweichungen der Strahlenaxen von dem typischen Winkel, welchen sie miteinander machen sollen, sowie die starken Biegungen der Strahlenachsen nicht mit der Annahme maßgebender Krystallachsen.

„Vielmehr muß ich annehmen, daß die Gestalt aller Spongiennadeln durch die organische Grundlage, in und aus welcher dieselben entstehen, bedingt wird, und daß hier die formativen Kräfte keine prinzipiell anderen sind, als diejenigen, welche überall bei der Formgestaltung des lebenden Organismus und seiner Theile wirksam sind.

„Wenn wir nun auch von diesen die Form bestimmenden Kräften

durch krystallinische Eigenschaften des Materials für unzulänglich; sie glaubten an eine Bestimmung der Spiculagestalt durch den organischen Achsenfaden oder die Grundsubstanz. Die Arbeit von Arévalo, C., Investigaciones ópticas sobre espiculas de algunas especies de esponjas españolas, in: Bol. Soc. Espan. Hist. nat., Vol. 6, p. 368—375 u. 3 Textfiguren, 1906 — habe ich nicht gesehen. Vgl. noch O. Schmidt 1870.

im Allgemeinen noch sehr wenig wissen, so lassen sich doch grade für die Skeletbildungen hier und da bestimmende Momente nachweisen, welche zwar nicht Alles erklären, aber doch Manches verständlich erscheinen lassen" (1887 b, p. 27—28).

Schulze zieht dann die erforderliche Leistung der Gerüstteile heran und fragt, ob sich ein Zusammenhang derselben mit Form und Lage der Spicula wirklich nachweisen läßt. Ist das der Fall, so kann uns das Selektionsprinzip Auftreten und Beibehaltung dieser Skeletformen verständlich machen.

Es ist bekannt, wie Schulze (1887 a, p. 500—504 u. b, p. 28—35) eine solche Zweckmäßigkeitserklärung der drei-, vier- und sechsstrahligen Spongiennadeln durchgeführt hat. Zwischen den Porenkanälen [1]) in der dünnen Wand der Asconen mußte der Dreistrahler das natürlichste Stützelement darstellen, und ähnlich war der regelmäßige Vierstrahler diejenige Spiculaform, die sich in dem dickeren Parenchym anderer Schwämme (Demospongien) zwischen den benachbarten ungefähr kugelförmigen Geißelkammern den geometrisch entstehenden Zwischenräumen am besten anpaßte usw.

Aber noch andere Tatsachen mahnten zum Rückzug von der Überschätzung des Krystallisationsfaktors.

---

1) Schulze's Anpassungstheorie wurde durch Haeckel (1896, Vol. 2, p. 72) und durch Minchin (1898, p. 550 u. 558 ff.) unterstützt, später von Minchin (1905, p. 445—446, 1908) für die rechtwinkligen, dreiachsigen Hexactinellidenspicula für unzulänglich erklärt. Auch die dreiachsigen Kalkkörper sollen ihre Winkel nicht der Anpassung, sondern molekularen Kräften verdanken. Nur die vierachsigen Spicula der Demospongien werden noch nach Schulze's Theorie erklärt. Allerdings soll auch die Form der primären einachsigen Spicula der Kalkschwämme biologischen Faktoren und dem Anpassungsmoment zugeschrieben werden müssen (1908). Maas (1898, p. 139 u. 1900 a, p. 227 u. 226) fand, daß die Dreistrahler im Verhältnis zu den Poren zu gering an Zahl sind und im Anfang keine Beziehung zu den Poren aufweisen; nicht die Form, sondern nur die Anordnung der Spicula soll durch funktionelle Anpassung an den Schwammkörper etc. erklärbar sein. Andere Autoren (Delage u. Hérouard, 1899, p. 58; vgl. auch Bidder 1898, p. 70 u. 71) haben sich auf Grund antiselektionistischer Überlegungen gegen Schulze's Hypothese ausgesprochen oder bei der Spiculabildung orthogenetische Tendenzen angenommen (Loomis, 1905). Auch Woodland (1905, 1, p. 278) hat sich gegen Anpassung der Spicula auf selektiver Basis ausgesprochen. Später hat Schulze selbst (1897, p. 35—38) auffallende Beziehungen von Hexactinellidennadeln zum regulären Krystallsystem gefunden. (Vgl. auch Bidder 1898, p. 70.)

Das Fehlen der krystallinischen Natur der Spiculasubstanz gilt nicht allein für Kieselnadeln. Es zeigte sich, daß auch der kohlensaure Kalk in nicht einheitlich-krystallinischer Form zur Spiculabildung dienen kann. Das gilt z. B. von Alcyonarien-Kalkkörpern (vgl. v. Ebner, 1887, p. 136—137 und Woodland, 1907a, p. 68). Weiterhin aber ergaben sich bald Beobachtungen, die aufs deutlichste darauf hinwiesen, daß sogar bei den typischen doppeltbrechenden und krystallinischen Spongien-Kalkkörpern die Krystallisation mit der eigentlichen Formbildung wenig oder gar nichts zu tun hat. Diese Beobachtungen verdanken wir Minchin (1898, p. 508, 558ff. u. 568; 1908; 1910, p. 239 und Woodland, 1905, 1, p. 243ff.). Minchin zeigte, daß die drei Strahlen der Kalkschwamm-Dreistrahler oft getrennt angelegt werden und sich erst nachträglich zusammensetzen.[1]) Minchin (1898, p. 517—523 etc.) und Maas (1898, p. 138, 141; 1900a, p. 226) erbrachten den Nachweis, daß bei Sycon-Vierstrahlern der vierte Strahl erst später auf den Kreuzungspunkt der Dreistrahler aufgesetzt wird, als welche die Vierstrahler hier lange Zeit vorgebildet verharren. Wie sollte die Einheitlichkeit der optischen Orientierung der Einzelteilchen bei diesen getrennt angelegten Kalkkörpern zustande kommen, oder wie sollten die verschiedenen Zellen, die nach Maas die großen Einstrahler bilden (1900a, p. 226), ihre Secretion nach der optischen Orientierungsbedingung richten, wenn wirklich diese krystallographische Orientierung etwas mit dem eigentlich biologischen Formbildungsvorgang zu tun hätte (Maas, 1900b, p. 2 u. 3). Minchin (1898, p. 574ff. u. 577ff.) hat die vorliegende Schwierigkeit durch die weitere Entdeckung geklärt, daß die ursprünglichen unverschmolzenen Teile des Dreistrahlers noch nicht das Kalkspatverhalten unter dem Polarisationsmikroskop aufweisen, also noch nicht einheitlich-krystallinischen kohlensauren Kalk aufweisen. Die spätere einheitliche Krystallisierung scheint von dem Kalk auszugehen, der die Verbindung zwischen den drei Primärstäbchen herstellt. Maas fand entsprechende Verhältnisse bei den erwähnten Sycon-Vierstrahlern. Der letztgenannte Forscher beobachtete ferner ein plötzliches Zunehmen des Wachstumstempos,

1) Es ist bemerkenswert, daß Minchin (1908), zum Teil im Gegensatz zu seinen früheren Ansichten, die Meinung vertritt, daß Krystallisation eine Rolle spielt bei der Bestimmung der Winkel, unter denen sich die Primärspicula bei Dreistrahlern von Kalkschwämmen zusammensetzen.

ein „krystallartiges Anschießen", sobald die Kalkkörper (kleine Einstrahler) aus den Bildungszellen und dem Gewebe herausragten. Das plötzliche Wachstum der herausragenden Nadeln erinnert an die Erfahrungen von Sollas über das Weiterwachsen von Kalkspatteilen in der Lösung. Der so entstehende Kalkmantel wird auch von Säuren und Farbstoffen leichter angegriffen als die Substanz der ursprünglichen Anlage [1]), und so kommt Maas zu dem Schluß: „Es scheint daraus hervorzugehen, dass es sich bei der Bildung der Kalknadeln nicht um einen undeutbaren, zwischen organischem und anorganischem die Mitte haltenden Vorgang handelt, sondern daß man zwei zeitlich [2]) aufeinanderfolgende Processe auseinanderhalten muß. Der erste, eine rein organische, cellulare Thätigkeit, deren Chemismus sich noch unserer Formulierung entzieht, der zweite, ein anorganischer, ein Krystallisationsprocess, fast durchaus dem in anorganischer Natur vor sich gehenden zu vergleichen; mit anderen Worten, es bildet sich ein organischer Kern, um den sich eine (allerdings viel mächtigere) anorganische Hülle lagert. Der erste Process bestimmt die Form, der zweite den Inhalt der Gebilde" (1900b, p. 3—4; vgl. 1904a, p. 15; 1904b, p. 194). Eine ganz ähnliche Ansicht einer zeitlichen Zweiteilung in der Kalkspiculabildung bei Spongien hat Biedermann [3]) (1902b, p. 171) ausgesprochen. Maas hat diese Ansicht später (vgl. 1904a, p. 8, 11, 15—17 u. Fig. 4; 1904b, p. 198; 1905, p. 238; 1909, p. 6)

---

1) Nach Bütschli wird in Kalilauge die „axiale Partie der Nadeln häufig rascher gelöst als die periphere" (1901, p. 276). Vgl. auch v. Ebner 1887, p. 125 und Bidder 1898, p. 66.

2) Das Wort „zeitlich" wird von Maas (1904a, p. 17) stark eingeschränkt.

3) Biedermann (1902a u. b) hat hauptsächlich die Bildung der Molluskenschale untersucht. Zuerst wird Dicalciumphosphat ($CaHPO_4$) in Plättchen abgeschieden (1902a, p. 103—110 usw.). Ganz allmählich setzt dann die offenbar kolloidal beeinflußte $CaCO_3$-Abscheidung (in Spaeriten etc.) und damit das optische Verhalten ein- oder zweiachsiger (Perlmutterschicht) Krystalle immer stärker ein (l. c. p. 42—71, 147 ff. usw.). Vgl. B.'s nachmachende Experimente 1902b. Biedermann hat Steinmann's (1889, 1899) Theorie, nach der der reichlich im Meerwasser vorhandene Gips mit Hilfe von kohlensaurem Ammoniak durch die Organismen zur Gewinnung von kohlensaurem Kalk benutzt wird, einer scharfen Kritik unterzogen (1902a, p. 3 ff. u. p. 149 ff.). Maas (1904a, p. 5; 1904b, p. 190 u. 191 u. 1905, p. 239; 1906, p. 581 etc.) hat gefunden, daß die Schwämme nicht imstande sind an Stelle des entzogenen $CaCO_3$ den reichlich vorhandenen Gips zu benutzen. Dasselbe scheint für Protozoen, Würmer und Mollusken zu gelten (1909, p. 5).

durch Erfahrungen bei seinen Experimenten über die Entwicklung von Kalkschwämmen in $CaCO_3$-freiem Seewasser bestätigt. Denn es kann einerseits bei vollständiger Kalkentziehung „ein organisches Substrat oder Surrogat“ (1904b, p. 198 u. 192 u. 1904a, p. 8 u. Fig. 4)[1]) und „Schatten“ (1909, p. 6) von Drei- oder Einstrahlern (1906, p. 583 bis 584) gebildet werden, und andererseits entstehen auch bei nachträglichem Zusatz von kohlensaurem Kalk zu kalkfreien Zuchten, in denen die organischen Faktoren (Zellanordnung und Zusammenhalt) schon stark gestört (1904a, fig. 6) sind, Kalkgebilde, die zwar in der Form entsprechend anormal sind, krystallographisch aber aus regelrechtem Kalkspat bestehen.

Das Resultat der vielen Arbeiten, die sich mit dem Anteil des Krystallisationsprozesses an der Spiculabildung beschäftigten, war also, soweit es sich um die Bestimmung der Form handelt, ziemlich negativ. Viele Spicula sind überhaupt nicht krystallinischer Struktur, und bei denjenigen, die sich in vieler Richtung wie Krystalle verhalten, ist die Krystallisation sicher nicht der formbestimmende Faktor. Trotzdem taucht die Krystallisationstheorie immer wieder auf. So hat neuerdings Woodland dieser Theorie eine verfeinerte Wendung gegeben. Das Hauptargument gegen die Krystallisationstheorie, das wir schon bei F. E. Schulze ausgesprochen fanden, lag in der Überlegung, daß die Achsen der Kalknadeln durchaus nicht alle direkt die Krystallachsen angeben und daß die komplizierten gekrümmten Oberflächen und Gestalten, die wir bei Skeletelementen antreffen, nicht auf die ebenen oder jedenfalls regelmäßigen Flächen und Formen der Krystalle bezogen werden können. Gegen dieses Argument wenden sich Woodland's neue Vorstellungen (1907a, p. 68—75).

Dieser Autor stützt sich auf die Untersuchungen von Rainey (1858 u. 1861), Harting (1872), Ord (1872 u. 1879), Vogelsang (1875), Slack (1871), Lehmann (1888 u. 1889) und Bowman (1906), aus denen hervorgeht, daß die Gestalt eines Krystalls nicht nur abhängt von seiner Substanz, sondern ebensogut von dem Medium, in dem derselbe abgelagert wird. Durch Änderung des Mediums lassen sich die Krystallformen kontinuierlich in andere Gestalten überführen,

1) Die Menge organischer Substanz scheint in diesen Surrogaten größer zu sein als in den normalen Kalkkörpern (Maas, 1904a, p. 8).

und es ist von besonderem Interesse, daß kolloidale Media in dieser Richtung den stärksten Einfluß ausüben und fast immer komplizierte Gestalten mit gekrümmten Oberflächen entstehen lassen. Auch können diese Körper eine organische Grundsubstanz besitzen (Harting's Calcoglobulin der Calcosphaerite). Rainey und Ord bezeichnen diese Körper als „coalescence bodies"; Woodland (1907a, p. 69, 72 u. 65) bringt den Namen „crystallomorphs" für dieselben in Vorschlag.

Ein gutes Beispiel von solchen Krystallomorphen geben die eigentümlichen geknöpften Stäbchen, die von in den Geweben zurückgebliebenem Sublimat öfters in mikroskopischen Präparaten gebildet werden und allen Mikroskopikern bekannt sind. Ähnlich geben Antipyrin, Santonin, Pyrogallol, Salol und gewöhnliches Kochsalz in kolloidalen Medien seltsame und komplizierte Gebilde (Bowman, Vogelsang). Ord hat die mannigfaltigen und eigentümlichen Formen beschrieben, die phosphorsaurer Kalk (triple phosphate) und andere Phosphate, oxal- und kohlensaurer Kalk und Harnsäure in Eiweiß und Gelatine bilden. Die stalaktitenartigen Krystalle von Triplephosphat „were found turned into rounded rods, bulging at many points into beads and variously bent, twisted, and interwoven, so as to bear some resemblance to the form in which mineral matter is deposited in the skeletons of some of the Echinodermata." Kohlensaurer Kalk bildet in Eiweiß kleine mit Dornen besetzte Kugeln (l. c., p. 72 u. 73).

In vielen Fällen entsprechen die Krystallomorphen zusammengesetzten Krystallen, in anderen scheinen sie mit einem einheitlichen Krystallindividuum vergleichbar (l. c., p. 69). Gelöste krystallinische Körper im Krystallisationsmedium veranlassen nur die Bildung sehr komplizierter zusammengesetzter Krystalle (Lehmann, 1888 u. 1889), doch ist es nach Woodland wahrscheinlich, daß die Gegenwart solcher gelöster Krystalloide in kolloidalen Medien die Bildung hoch komplizierter Krystallomorphe begünstigt (l. c., p. 69 u. 73). Das wäre für die Spiculabildung, die sich ja in kolloidalen Medien unter Gegenwart anderer Salze vollzieht, von Bedeutung. Ferner ist zur Erklärung der großen Mannigfaltigkeit der Spiculaformen zu bedenken, daß nach neueren physiologischen und medizinischen Forschungen die Eiweißkörper selbst nah verwandter Arten verschieden sind (Woodland zitiert Gautier, 1886) und daß auch in den verschiedenen Körperzonen eines und desselben Tieres den verschiedenen Spicula-

formen entsprechende Unterschiede im Eiweiß der skeletbildenden Zellen vermutet werden können (l. c., p. 74). (Vgl. Maas' Angaben über die Verschiedenheiten der Scleroblasten bei *Tethya* [1901, p. 559 u. 562] und die Zusammenstellung ähnlicher Angaben bei Minchin, 1910, p. 213—215.)

In den experimentell erzeugten Krystallomorphen handelt es sich um krystalloide Substanzen, so daß es scheint, als ob diese Gebilde nicht zur Erklärung von solchen Spiculaformen herangezogen werden könnten, die wie die zahlreichen Kieselnadeln und -gerüste aus kolloidalem Material (Opal) bestehen. Woodland (l. c., p. 73) weist aber darauf hin, daß typische Kolloide, wie Ei- und Serumalbumin und manche Globulinproteide, gewöhnliche Krystalle und somit vielleicht auch Krystallomorphe bilden können.

Die Krystallomorphentheorie der Spiculabildung ist ohne Zweifel beachtenswert. (Vgl. Biedermann's Urteil über Harting's Forschungen, 1902a, p. 147.) Die Möglichkeit besteht, daß eine so modifizierte Krystallbildung bei der Entstehung der Skeletnadeln eine Rolle spielt. Wir wissen ja sicher, daß bei der Spiculabildung einfach mineralogische Faktoren mit am Werke sind; so wird man auch von vornherein nicht Vorgänge ausschließen, die einen größeren Erklärungswert für das Verständnis der krummen und komplizierten Nadelformen zu bieten scheinen. Ein definitives Urteil in dieser Frage abzugeben, ist vorläufig unmöglich; ich hoffe später Gelegenheit zu haben, die Krystallomorphentheorie experimentell zu verfolgen.

Mit Sicherheit läßt sich jedoch meiner Meinung nach auch von dieser verfeinerten Krystalltheorie sagen, daß sie zu einer vollen Erklärung komplizierter Spiculaformen unzulänglich ist. Krystallomorphenbildung könnte eine der causae efficientes bei Spiculabildung sein, aber sie ist sicherlich nicht die einzige. Dieser eine Bildungsfaktor wird eingeschränkt, beherrscht von anderen Faktoren, deren Getriebe nicht so einfach zu durchschauen ist.

Für die Spicula der Schwämme und für die Kalkkörper eines Alcyonariers mag auf den ersten Blick die Krystallomorphenbildung hinreichende Erklärung bieten. Dagegen ist es völlig ungereimt, anzunehmen, daß die zwar variablen, aber gleichwohl systematisch außerordentlich charakte-

ristischen Skeletelemente, die wir bei Echinodermen und besonders bei Holothurien antreffen, lediglich die Folge einer durch die plasmatische Eigenart bedingten Krystallomorphenbildung sein sollen. Die wundervollen „Stühlchen" mancher Aspidochiroten, die Rädchen der Auricularia, der Elasipoden, der Chiridotinen und Myriotrochinen und endlich die Anker und Ankerstützgebilde von *Ankyroderma* und den Synaptinen sind so konstante, komplizierte Gebilde von bestimmter Architektur, daß man unmöglich annehmen kann, daß sie im Organismus sozusagen „nebenbei" als Krystallomorphen entstehen. Es handelt sich hier um historisch gewordene Gebilde, deren Geschichte sicherlich nicht lediglich in der Wandlung der kolloidalen Natur ihrer Bildungsstellen gegeben ist. Wir bezweifeln durchaus nicht, daß jene kolloidale, krystallogen wirkende Natur der Matrix als Mittel vom Organismus gebraucht und historisch modifiziert worden wäre; aber wir glauben hervorheben zu müssen, daß die Spicula keine im Organismus sozusagen als Fremdkörper entstehende Gebilde sind, sondern zu seinem Gesamthaushalt in einem ähnlichen Verhältnis stehen wie Knochen, Zähne, Hörner und andere Hartgebilde. Die komplizierteren Spicula lassen sich sicherlich mit solchen ganz heterogenen Hartgebilden ihrer ökologischen Bedeutung nach eher vergleichen als etwa mit den auskrystallisierenden Produkten einer excretorisch tätigen Wanderzelle!

Wir wollen versuchen, das an einer kritischen Betrachtung von Woodland's allgemeinen Anschauungen (1907a) noch deutlicher zu machen. Zuvor mag betont werden, daß Woodland selbst den von ihm angeführten Ansichten kritisch gegenübersteht (z. B. in einer Korrekturanmerkung (l. c., p. 75—77) selbst eine vielleicht widersprechende Tatsache anführt) und daß er seine Darlegungen nur mit Reserve als seine Überzeugungen betrachtet wissen will (l. c. u. p. 59). Unsere Kritik soll daher nicht gegen Woodland, sondern gegen die von ihm als eine diskutierbare Möglichkeit dargelegten Anschauungen gerichtet sein.

Charakteristisch für Woodland's Ausführungen ist die vor-

bereitende Erörterung der Frage: Wird die Spiculaform vererbt (l. c., p. 57—67). Erblichkeit wird als Komplex physikalischer Ursachen gefaßt, und dieser Komplex soll sorgfältig von denjenigen ontogenetischen (gleichfalls „physical") Ursachen getrennt werden, die nicht erbliche organische Strukturen hervorbringen. Nun kann ein Skeletelement als totes Gebilde sich nicht selbst hervorbringen und daher auch nicht das eigentlich Vererbte sein. „Evidently then to assert that the form of a siliceous or calcareous spicule is inherited implies that the disposition of the scleroblasts associated with any given type of spicule is that which is inherited, and that the spicule itself, like the bone or diatom-valve, is simply deposited in a mould already formed for it by the scleroblasts" (l. c., p. 57). Daran ist richtig, daß die Disposition oder Fähigkeit der Scleroblasten das wirklich Vererbte darstellt. Dagegen ist die in dem letzten Satz des Zitates gezogene Folgerung (vgl. noch ibid., p. 58) durchaus keine damit identische Annahme. Hier liegt eine viel zu einfache Vorstellung über den Prozeß der Vererbung vor. Auch wenn die Spiculaform echt erblich ist, brauchen die Spicula bei Entziehung des entsprechenden Materiales nicht als „Schatten", als Matrizen angelegt zu werden. Es ist das sogar nach allem, was wir über die Natur des Vererbungsvorganges wissen, sehr unwahrscheinlich. Was vererbt wird, braucht nicht eine Matrize zu sein, sondern die Fähigkeit, Schritt für Schritt eine Reihe von Reaktionen auszuführen, die mit der Vollendung des Spiculums endigt. Das Scleroblastenplasma braucht nur erblich so befähigt zu sein, daß es durch ein Bildungsstadium des Spiculums derart gereizt wird, daß als Reaktion derjenige morphogene Akt folgt, der auf dem Wege zum Ziel liegt. Das Resultat dieses Aktes wirkt dann seinerseits als Reiz, der auf Grund der erblichen Veranlagung den nächsten morphogenen Schritt auslöst und so fort bis zur Vollendung. Wir haben allen Grund, anzunehmen, daß sich der Spiculabildungsprozeß nach diesem für viele Entwicklungsvorgänge gültigen Schema vollzieht, und wenn das tatsächlich der Fall ist, so ist es kein Wunder, daß bei Entziehung von Baumaterial der ganze Prozeß wenigstens in seinen späteren Stadien unterbleiben muß. Mit der Entziehung des Materials wird also der ganze Formbildungsprozeß seiner unentbehrlichen Reihe von morphogenen Reizen beraubt, so daß der an unzähligen

Stellen gehemmte Prozeß nicht stattfinden kann. K. Herbst (1892, p. 452 u. 456) und O. Maas (1904a, p. 12ff.; 1904b, p. 191; 1905, p. 238) haben nachgewiesen, daß den Spicula der Echinodermenlarven und Kalkschwämme eine morphogene Rolle, eine formative Reizwirkung in der Entwicklung zukommt: nur wenn diese Skeletelemente gebildet worden sind, können bestimmte andere gestaltbildende Prozesse ausgelöst werden. Wenn nun die Spicula für den Ablauf der formativen Prozesse des ganzen Körpers von Bedeutung sind, sollten sie dann nicht die einzelnen morphogenen Elementarprozesse ihrer eigenen Bildungszelle beeinflussen können und zu ihrer Auslösung notwendig sein?! Es ist also, auch wenn die Spiculaform echt vererbt wird, trotzdem gar nicht zu erwarten, daß bei Entziehung des Materiales eine wirkliche Matrize für das Spiculum angelegt wird. Der Formbildungsprozeß eines Spiculums zerfällt nicht in zwei zeitlich getrennte Teile: Bildung der fertigen Matrize und Ausfüllung derselben mit Kalk oder Kieselsäure, so daß der erste Vorgang ungestört stattfinden könnte, auch wenn der zweite unmöglich gemacht ist. Vielmehr wird der ganze Prozeß aus einer ganzen Reihe ineinander übergehender Vorgänge bestehen, von denen schon fast von vornherein[1]) das wirkliche Vorhandensein des harten Spiculabildungsstadiums notwendig ist. Jedenfalls ist das Auftreten echter Matrizen bei Spiculabildung etwas ziemlich Seltenes. Nur bei Radiolarien ist eine weichhäutige Präformierung der Skeletelemente ziemlich sicher festgestellt. Schon Borgert hatte auf ein nicht kieseliges Anfangsstadium der Aulacanthidenstacheln und anderer Skeletteile von Tripyleen aufmerksam gemacht (1900, p. 258—259), und später hat Häcker (1905b, p. 364ff. u. 1906, p. 38ff.) die Art, in der diese Matrizen verkieseln, näher untersucht (vgl. unsere Anmerkung über die Bildung des Radiolarienskelets S. 89—91).

Woodland ist aber wohl im Recht, wenn er die von Chun (1892, p. 473 u. 474 u. 1895) bei den Rädchen der großen *Auricularia nudibranchiata* und von Théel (1882, p. 125) bei Elasipoden (*Oneirophanta*) beobachteten Matrizen als Entkalkungsprodukte auffaßt (l. c., p. 58

1) Nach Maas [1904a, p. 8, 11, 16; 1904b, p. 198; 1905, p. 238] werden zwar bei Kalkentziehung manchmal zunächst drei- oder einstrahlige Formen gebildet, doch zeigen sich schon bei dieser ersten Anlage beim Fehlen von Kalk häufig Unregelmäßigkeiten.

u. 59 u. 1906, 4, p. 544—546). Man mag ihm auch vielleicht zustimmen, wenn er die von Minchin (1908, p. 309, tab. 17, fig. 3—5) und ihm selbst (1905, 1, p. 241, tab. 13, fig. 4) bei Kalkschwämmen normalerweise beobachteten ersten hornigen Ablagerungen nicht als Matrizen, in der von der Theorie geforderten Form, anerkennt, obwohl Maas Grund hat über die von ihm bei Kalkentziehung beobachteten kalklosen Spiculaanlagen anders zu denken (vgl. 1909, p. 6; ferner 1904a, p. 8, 11, 16; 1904b, p. 198; 1905, p. 238). Jedenfalls aber ist es durchaus unrichtig, den Mangel völlig ausgebildeter Matrizen als Zeugnis für die Nichterblichkeit jener Formen anzuführen. Dazu kommt eben noch, daß nach den angeführten Beobachtungen von Maas[1]) wenigstens die erste organische Vorzeichnung der einfachen Dreistrahlerform bei Ausschaltung des Krystallisationsvorganges tatsächlich stattfinden kann, wenn auch vielfach schon die Anfänge der Formbildung ausbleiben oder die Störung erkennen lassen.

Die weiteren Überlegungen, die Woodland gegen die Erblichkeit der Spiculaformen anführt, sind weniger direkte Argumente als vielmehr indirekte Indizien, die sich auf die Absurdität des Gegenteils gründen.

Die experimentelle Biologie hat nachgewiesen, daß eine Zelle oder ein Teil des Organismus mit den übrigen Teilen irgendwie zusammenhängen muß, wenn er eine Bildung hervorbringen will, die dem Ganzen oder anderen Teilen angepaßt ist (p. 59 u. 62).[2]) „Now the theory of the inheritance of spicule forms asserts that most scleroblasts (not all, since many spicules are not in any way adapted to the architecture of the organism) are unique in this respect, being able, though having lost connection with the rest of the organism, to give rise to a complicated structure (an organ — the spicule-mould) adapted in shape and function by inheritance to that part of the organism in which it happens to be situated“ (1907a, p. 60). „This hypothesis of the inheritance of

1) Woodland bemerkt, daß die Kalkentziehungsexperimente von Herbst und Maas für das vorliegende Problem geringere Bedeutung haben, weil sowohl die Spicula von Plutei wie auch von Kalkschwämmen nicht ganz von Zellsubstanz umschlossen sind (l. c. p. 58).

2) In dieser Form ist der Satz — wie auch Woodland nicht verkennt, vgl. die Anm. (l. c. p. 62) über einige Vorgänge der Embryogenese von Balanoglossus und über Pericardbildung usw. bei *Perophora* (nach Lefevre 1898, p. 393) — mancher Erläuterung bedürftig; doch wird das Problem ohne weiteres deutlich.

the forms of spicules, in fact, either contradicts the ascertained truths of experimental embryology or implies that scleroblasts are not wandering-cells" (l. c., p. 61, vgl. p. 62).

Diese Überlegung trifft genau genommen nicht die Fähigkeit einer Wanderzelle überhaupt ein kompliziertes Spiculum zu bilden, sondern stellt uns die Frage, warum bildet sich das richtige Spiculum am richtigen Ort in richtiger Orientierung. Diese Frage erscheint mir aber nicht so hoffnungslos dunkel[1]), daß man die Anschauung, auf der sie erwachsen ist, verwerfen müßte. Natürlich würde es sich hier in der richtigen Lokalisierung und Orientierung um ein Wunder handeln, wenn wirklich für die Scleroblasten jede Möglichkeit fehlte, von dem übrigen Organismus irgendwie determiniert zu werden. Mechanist, Vitalist und Psychologe werden gleicherweise einen solchen Indeterminismus des Geschehens verwerfen. Ich bin aber der Ansicht, daß auch für die freien Zellen, für Wanderzellen, Scleroblasten u. dgl. mannigfaltige orientierende Reize im Organismus gegeben werden (vgl. hierüber Herbst, 1893, p. 199[2]); 1894, p. 753—771, sowie

1) Rätselhafter als die Orientierung der selbständigen Wanderzellen ist ihr wundervolles Zusammenarbeiten, z. B. bei der Entstehung des Pluteusskelets, besonders wenn man den regulativen Charakter dieser Zusammenarbeit berücksichtigt, wie er durch die Erfahrungen an Embryonen von halber Größe (aus einer isolierten ersten Furchungszelle) hervortritt. Auch bei normalen Embryonen kann die Zahl der Mesenchymzellen eines Pluteus außerordentlich variieren, ohne daß die Spiculaform darunter leidet (Peter 1905, p. 887—888). Driesch sagt nicht mitUnrecht: „Die Mesenchymzellen benehmen sich in der Tat, wie sich eine Anzahl von Arbeitern benehmen, welche, sagen wir, eine Brücke zu bauen haben. Jeder von ihnen kann jeden einzelnen Akt beim Baue leisten, jeder von ihnen kann auch jeden beliebigen Platz einnehmen: das Resultat ist immer die fertige Brücke; und die Brücke wird auch dann fertig, wenn einige von den Arbeitern krank sind oder durch einen Unfall getötet werden. Die ‚prospektive Bedeutung' des einzelnen Arbeiters wechselt eben in solchem Falle.

„Ich weiß wohl, daß das nur eine Analogie ist. Die Mesenchymzellen haben nicht gelernt, haben keine ‚Erfahrung'. Alles das wird uns später beschäftigen. Aber doch liegt Wahrheit in dieser Analogie" (1909, Vol. 1, p. 154).

2) „Es braucht wohl kaum besonders betont zu werden, dass die in Bezug auf das Wandern der Kalkbildner aufgeworfene Frage im Prinzip in jeder Ontogenese häufig wiederkehrt; und zwar gehören hierher nicht nur jene Vorkommnisse, wo von freibeweglichen Mesodermzellen an einem bestimmten Orte einheitliche Organe gebildet werden, sondern auch solche, wo eine bestimmte Zellengruppe, wie von einer unsichtbaren Macht getrieben, auf eine ganz bestimmte Stelle zuwächst."

Roux, 1894, Abschnitt V, p. 190ff.). Es ist bekannt, daß Blutzellen durch gewisse Reize an besonderen Körperstellen angehäuft werden können, und Driesch (1896, p 371—373) hat z. B. eine taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen bei *Echinus microtuberculatus*-Larven wahrscheinlich gemacht. Somit kann man sich leicht vorstellen, daß die Scleroblasten, deren „prospektive Potenz" auch größer sein wird als ihre „prospektive Bedeutung", nur auf bestimmte Reize hin diese oder jene morphogene Akte ausführen. An denjenigen Stellen des Körpers, an denen Skeletelemente entstehen sollen, werden den Scleroblasten eben auch gerade diejenigen auslösenden Reize geboten werden, die in dem für den Organismus geforderten Sinne auslösend wirken. Diese Reize brauchen durchaus nicht durch Zellbrücken vermittelt zu werden und einen festen organischen Zusammenhang vorauszusetzen. Sie können vielmehr Druckreize, chemische Reize u. dgl. sein, so daß eine direkte protoplasmatische Reizvermittlung und Reizbahn oft entbehrlich ist.

Man kann daher getrost behaupten, daß das Verständnis der Lokalisation bestimmter Spicula an bestimmten Körperstellen auch dann zu verstehen ist, wenn die Scleroblasten Wanderzellen sind und keinen direkten plasmatischen Zusammenhang mit dem übrigen Körpersyncytium aufweisen. Dazu kommt, daß ein Teil der Lokalisation grobmechanisch durch die Bedingungen der Umgebung verständlich wird. Ein ausgedehntes Spiculum, das an einer Stelle ungehindert entstehen kann, findet an anderen Stellen einfach keinen Platz, oder es handelt sich um sonstige äußerliche Einschränkungen. Das gibt auch Woodland zu. Übrigens darf dieser letzte Faktor nicht überschätzt werden.

Schwerer verständlich als die Lokalisation bestimmter Spiculatypen an bestimmten Körperstellen ist die Orientierung einzelner Skeletelemente nach anderen Teilen des Organismus. Hierhin gehört die genau festgelegte Stellung der Spicula bei Echinodermenlarven und z. B. auch die Orientierung der Anker, die immer quer zur Körperachse liegen, sowie die Lage der zugehörigen Platte. Aber schon bei diesen Beispielen ist die Erklärung nicht so unüberwindlich schwer. Die Scleroblasten dieses Pluteus zeigen im Verein mit den erwähnten Mesenchymzellen an sich schon eine bestimmte Anordnung zu der Organisation der Larve. Nun entstehen die Spicula an ganz besonderen Stellen der Scleroblastenreihe, die gerade nach Wood-

LAND's Untersuchungen (1905, 3, p. 312, tab. 18, fig. 8, 11, 12, 15) eine protoplasmatische Verkettung der einzelnen Zellelemente aufweist. Es ist also nicht unbegreiflich, daß die erste Orientierung der Spicula nach der bestimmten Anordnung der Scleroblasten geschieht und daß nachträglich, bei dem Weiterwachsen, eine Orientierung nach den Stellen stattfindet, an denen das Spiculum anstößt usw. Man kann hier immer darauf hinweisen, daß der Prozeß, den wir hier Orientierung nennen, in seinem Wesen unbekannt ist, doch darf auf der anderen Seite nicht vergessen werden, daß er sich dem allgemeinen Schema einer Reaktion auf Reize fügt. Die erste wichtigste Forderung für das Verständnis, die Tatsache, daß die Scleroblasten das Korrelative ihrer Arbeit nicht in unverständlicher Weise aus der Luft greifen, sondern durch formative Reize geleitet werden, ist jedenfalls erfüllt.

Etwas schwieriger liegt das Problem bei dem anderen oben angeführten Beispiel. Aber es wäre möglich, hier daran zu denken, daß Anker und Platte durch die Querkontraktionen der Körperwand in ihre quere Lage gezwungen würden. Obwohl die quere Lage offenbar für die Kontraktionen zweckmäßig ist und damit in Zusammenhang gebracht werden kann, so halte ich doch einen direkten mechanischen Zwang während der Ontogenese nicht für das Entscheidende. Ich glaube vielmehr, daß auch hier die Lagerung schon „vererbt ist". WOODLAND's eigene Beobachtungen können aber hier weiter helfen. Dieser Autor hat (1907, 7, p. 486, 493) gezeigt, daß das Syncytium, in dem Anker und Platte entstehen, in engem Zusammenhang mit dem äußeren Epithel steht.[1]) Hier ist also der geforderte Zusammenhang tatsächlich vorhanden: die an das Epithel gedrängte Plasmamasse kann etwa durch die Fältchen des Epithels gereizt und zur richtigen Ablagerung der Bildungen bestimmt werden. Über das sich hier erhebende Problem betreffs des Charakters dieses Bestimmtwerdens soll erst später geredet werden; hier genügt uns die Feststellung, daß die Voraussetzungen von WOODLAND's indirekter Argumentation nicht zutreffen. — Auch MINCHIN (1908 und 1910, p. 258) hat sich für andere Objekte gegen die Richtigkeit von WOODLAND's Auffassung ausgesprochen.

Man kann allerdings darauf hinweisen, daß jene orientierenden

1) Über WOODLAND's Ansicht eines epithelialen Ursprungs jener Scleroblasten vgl. unsere Bemerkungen oben S. 61.

Reize an vielen Körperstellen nicht die für eine Lokalisierung notwendige regelmäßige Verschiedenheit aufweisen könnten. Dieses Argument ist zwar durchaus nicht bindend; denn man weiß nicht, ob jene Verschiedenheiten, auch wenn sie beständen, sich uns aufdrängen müßten, aber es mag immerhin oft seine Richtigkeit haben. Dem entspricht aber auch, daß bei vielen spiculatragenden Formen an den verschiedensten Körperteilen ganz ähnliche Nadelformen gebildet werden. Woodland findet freilich auch in diesem Falle die Leistung der Scleroblasten noch so einzigartig, daß er sie nicht als erbliche Fähigkeit anzuerkennen wagt: „Apart from this very hypothetical case of the scleroblasts I know of no instance of wandering-cells becoming complicated in form at all" (1907a, p. 62). Der Vergleich mit den Spermatozoen wird — wie mir scheint nicht ganz mit Recht — abgewiesen. Unserer Ansicht nach wird man sich aber besonders auf biologischem Gebiet nicht von der Überlegung überzeugen lassen: „The mere idea of a wandering cell possessing the capacity to form an internal mould of the complexity required for the production of a hexactinellid floricome or onychaster, e. g. seems absurd" [1]) (l. c. p. 62). Das Absurde dieses Gedankens liegt nur in der speziellen Vorstellung, die sich Woodland von dem Vorgang gebildet hat, nämlich in der Matrizenbildung. Im übrigen aber kann man wegen gewisser Erklärungsschwierigkeiten organischen Gebilden nicht die Fähigkeiten absprechen, die die Tatsachen als vorhanden erweisen.

Woodland's Argument von der Selbständigkeit der Wanderzellen versagt natürlich auch gegenüber den Skeletbildungen der Radiolarien, deren Plasmakörper ganz zusammenhängend ist. In der Tat nimmt unser Autor auch ein erbliche Beeinflussung für die allgemeine Architektur des Radiolarienskelets genau so an wie für die Diatomeenschale; die einzelnen Ornamente und Anhänge der Schale werden aber trotz ihrer Konstanz bei den einzelnen Arten davon ausgenommen. An sich ist Woodland im Recht, wenn er in der Konstanz der Skeletelemente bei einzelnen Formen kein entscheidendes Argument für die Formerblichkeit erblickt. Sonst könnte man Boveri's, Herbst's und anderer Vererbungsexperimente an Seeigellarven, bei denen die Spiculaformen eine große

1) An anderer Stelle (l. c., p. 65) sagt Woodland: „A scleroblast in all probability no more produces a spicule-mould, in the sense that a nephroblast produces a nephridium, than a cell of adipose tissue swells out by heredity to produce a spherical oil-drop."

Rolle spielen, ohne weiteres als direkte Beweise für die Erblichkeit der Spiculaformen anführen. Aber hier bleibt eben formal die Möglichkeit, daß durch die fest erbliche kolloidale Beschaffenheit der verschiedenen Plasmaarten entsprechende konstante Krystallomorphenbildung gesichert ist. Und Woodland (1907 a, p. 64—65) bemerkt mit Recht: „Assuming that the forms of spicules are 'inherited' in this sense" [d. h. durch Erblichkeit der kolloidalen Natur und Architektur des Organismus] „is very different to assuming either (A) that every individual scleroblast is guided by some unimaginable means to precisely that position in the organism in which the spicule, which it is alone capable of producing (by a power which no other class of cells is known to be capable of, i. e. by forming an intracellular mould), is adapted to the economy of the organism; or (B) that every individual scleroblast is capable (in addition to possessing the unique power just mentioned) of producing by heredity various forms of spicules, according to its position in the organism, whilst quite uninfluenced by the rest of the organism (since it is unconnected with the rest of the organism)."

Wir glauben aber, daß neben der Konstanz der Spiculaformen andere Momente die Erblichkeit derselben sicherstellen. Doch davon später.

Endlich macht Woodland darauf aufmerksam, daß „excepting crystals, spicules are the only deposits assuming definite (other than spherical or approximately spherical) forms which arise in the interior of cells: all other definitely-shaped deposits arise on the exterior of cells, and individually owe their (inherited) form as a whole (though not necessarily their patterns and the like) to that of the cytoplasmatic surface (mould) which produces them" (l. c., p. 64—65). Der hier angedeutete Unterschied ist in der Tat bemerkenswert genug, aber er kann schließlich nichts an Beobachtungstatsachen ändern! Spicula entstehen im Innern von Zellen, und wenn die Krystallisationstheorien nicht hinreichen, um sie direkt physikalisch zu erklären, so muß man eben die Sache trotz ihrer Merkwürdigkeit anerkennen. Jedenfalls muß man sich hüten eine nicht völlig ausreichende Theorie deshalb wahrscheinlicher zu finden, weil sie uns über unangenehme Schwierigkeiten hinwegtröstet. Übrigens ist die intracelluläre Differenzierung der Scleroblasten nicht ohne Analogien. Schon die oft sehr merkwürdigen Bildungen in secernierenden oder excretorischen Zellen bieten Ähn-

liches. Noch lehrreicher ist die seltsame Bildung der Nesselkapseln in den Nesselzellen. Auch von botanischem Gebiet ließen sich ähnliche Fälle anführen.

Die Ähnlichkeit von Spicula mit Krystallen und Krystallomorphen wurde bereits oben genauer diskutiert. Woodland bemerkt nicht unzutreffend, daß die Annahme der Erblichkeit von Spiculaformen diese Skeletelemente von den Krystallen entfernt und sie zu (im übrigen äußerst unähnlichen) Hartgebilden wie Knochen, Federn usw. in nähere Beziehung setzt. Auch das ist eben unserer Ansicht nach nicht völlig ungereimt. Selbstverständlich darf man die Ähnlichkeit mit Krystallen so wenig aus den Augen verlieren wie die offenbaren genetischen Unterschiede gegenüber jenen komplizierteren Hartgebilden. Aber es wäre eben — wie schon im Eingange unserer Untersuchung betont wurde — sehr wohl möglich, daß dieselben morphogenen Probleme in der Spiculabildung vorliegen wie bei Knochen u. dgl. und daß sogar diese Fragen bei diesen cellularen Bildungen auffallender erscheinen müssen als bei der Entstehung der größeren Gebilde.

Abgesehen von den oben betonten Verschiedenheiten, die sich auf das Fehlen oder Vorhandensein des Zusammenhanges der Scleroblasten mit dem übrigen Körper gründeten, versucht Woodland nun folgenden weiteren Unterschied von Spicula und größeren Hartgebilden zu statuieren: „these non-spicular deposits (bones, teeth, nails, hairs, scales, feathers, etc.) are, on account of the connection of the secreting cells with the rest of the organism, usually laid down (obviously by inheritance) only in those particular parts of the organism where they are required“.... „Spicules, on the other hand, are not limited in their distribution in this manner, but tend to occur wherever the purely physical conditions permit the wandering cells to secrete them (calcareous spicules, e. g. cannot occur in the vicinity of digestive or other organs where acid solutions abound), and their local adaptations in form to the architecture of the organism are, there is good reason to believe, determined by purely physical causes which influence the scleroblasts during the development of the spicule“ (1907 a, p. 66).

Diese Ausführungen widersprechen z. T. den früheren Darlegungen Woodland's. Die relativ gleichmäßige Verteilung und das zufällige Auftreten der Spicula hängt eben vielleicht mit der verhältnismäßig großen Selbständigkeit der Scleroblasten zusammen. Wo der Organismus nicht für besondere, lokalisierte auslösende Reize gesorgt hat, bilden

die Scleroblasten eben überall das, was sie bilden können! Übrigens ist die Darstellung bei Woodland übertrieben oder jedenfalls nicht für alle spiculatragenden Formen zutreffend. Wir haben schon oben darauf hingewiesen, daß auch am Darm bei Holothurien Kalkkörper auftreten können, und haben besonders die zweckmäßige Verschiedenheit der Spicula in verschiedenen Regionen betont. Die Holothurien sind auch in dieser Richtung wohl die lehrreichste Gruppe. In den Fühlern und Füßchen entstehen gestreckte Stützstäbe, um den Mund die großen, feine Anpassungen aufweisenden Kalkringglieder, in der Haut die mannigfaltigen Formen von Platten, runzligen Kugeln, Schnallen, Stühlchen (deren Beine immer nach außen gekehrt sind) und die Stühlchenderivate, ferner Rädchen, Anker, Ankerplatten, löffelförmige Kalkkörper usw. Die Saugscheiben der Füßchen beherbergen zierliche Endscheibchen, die Radiärmuskeln können besondere kleine C-förmige Kalkkörper in ungewöhnlicher Menge enthalten, der After kann wieder von größeren Platten umstellt sein usw. usw. Mag sein, daß ein Teil dieser Verschiedenheiten auf direkte Einflüsse der Umgebung zu setzen ist, sicherlich ist ein gut Teil davon auch genau so ererbte Anpassung und Erfordernis der betreffenden Regionen, wie das nach Woodland nur für die komplizierteren Hartgebilde gilt. In der vorderen einstülpbaren Körperpartie vieler mit Rückziehmuskeln ausgerüsteten Holothurien sind die Kalkkörper kleiner und spärlicher als in der übrigen, starreren Körperwand. Sie sind, wie wohl zu beachten ist, von vornherein klein und nicht durch die Einstülpung zerbröckelt! Hier liegt also zweifellos Anpassung an die Beweglichkeit vor. In den Teilen der Körperwand, die den meisten Angriffen usw. ausgesetzt sind, liegen die meisten schützenden Skeletelemente, und sie sind bei kriechenden Formen auf der Rückenseite gewöhnlich häufiger oder gar zu großen Platten ausgewachsen! Wiederum unzweifelhafte Anpassung. Die Rauhigkeiten, Aufsätze, Stacheln, Beine der Stühlchen, Spitzen der Anker, der gesägte Rand vieler napfförmiger Rädchen usw. sind immer der Außenwelt zugekehrt, um die Haut von außen hart, stachlig oder klettend zu machen, kurz, um sie bestimmten Bedürfnissen anzupassen. Man braucht nicht zu den Übertreibern der Zweckmäßigkeitslehre zu gehören und in jedem Kalkkörper oder seiner Lage unbedingt einen Zweck entdecken zu wollen und muß doch unbedingt anerkennen, daß in vielen Fällen wirkliche und oft recht spezielle Anpassung

vorhanden ist. Man braucht sich nur einmal mit vergleichender Anatomie der Holothurienkalkgebilde zu beschäftigen oder auch nur Östergren's schöne Arbeit über die verschiedene Bedeutung der Anker bei *Synapta* und *Ankyroderma* zu lesen, um unvermeidlich zu dieser Konsequenz geführt zu werden.

Vor allen Dingen wird dann deutlich, daß die rein äußerlichen ontogenetischen Ursachen, von denen Woodland in dem letzten Satz des obigen Zitates redet, zur Erklärung dieser Zweckmäßigkeit durchaus nicht hinreichen. Ich neige daher auch [ungleich Woodland (1907a, p. 66)] — obwohl ich im allgemeinen weit entfernt bin in der Selektion den einzigen Zweckmäßigkeit häufenden Faktor zu sehen (vgl. Becher, 1910b, p. 330ff.) — zu der Annahme, daß Selektion auf viele Spicula ihren Einfluß geltend gemacht hat.

Wir müssen aber, um nicht voreilig über die Theorie der direkten ontogenetischen Bedingung der Spiculaform abzuurteilen, einen Blick auf den Geltungsbereich dieses Erklärungsversuches werfen.

Am bekanntesten sind in dieser Richtung die Bemühungen von Fr. Dreyer (1892) geworden. Obwohl dieser Forscher — wie heute allgemein anerkannt wird — in seinem Vertrauen auf einfache mechanische Erklärungen viel zu weit ging, und obwohl seine Vorstellung von den ätiologischen Faktoren in schroffem Gegensatz zu der von uns vertretenen Auffassung steht, ist Dreyer's Arbeit nicht gering zu schätzen, nicht nur wegen der energischen Betonung des ätiologischen Moments (vgl. l. c., p. 441) für die Spiculaforschung gegenüber der lediglich phylogenetischen oder ökologischen Betrachtung, sondern auch deshalb, weil in den verschiedenen Kapiteln eine Unzahl von Versuchen und Anregungen gegeben wird. Dreyer hat das Formproblem bei Gerüst- und Spiculabildung einmal wirklich mit Energie in Angriff genommen, wenn auch nach seinen grobmechanischen Erklärungsprinzipien unserer Meinung nach nur eine Reduzierung des eigentlichen verborgeneren Problems erreicht werden konnte.

Bei dem ersten Gerüstbildungstypus, der Cuticulaschale, kommt Dreyer, wie er selbst zugibt, (l. c., p. 206) nicht zu einer klaren ätiologischen Einsicht. Dasselbe gilt von dem „Achsengerüst" (vgl. p. 401), obwohl der Gesichtspunkt der funktionellen Anpassung unter Heranziehung von Max Schulze's und Verworn's Beobachtungen über vorübergehende Bildung eines Achsenstranges in Pseudopodien (bei *Miliola* und *Difflugia*) bedeutsam genug war. Die Mosaikschalen

bilden „überhaupt nicht einen kausal-einheitlichen Gerüstbildungstypus“ und lassen sich „noch nicht in befriedigender Weise auf mechanische Ursachen zurückführen (l. c., p. 389). Auch die Erörterungen über die architektonische Gestaltung des Gesamtskelets (z. B. die Betrachtungen über das MÜLLER'sche Gesetz der Stachelstellung bei den Acantharien-Radiolarien, über den Gesamthabitus der Thalamophorenschalen usw. kommen zu keinen abschließenden kausalen Aufklärungen (vgl. p. 416 u. 445).

Den größten Wert (l. c., p. 207) und definitive Erklärung sieht DREYER selbst in seiner Ätiologie des weit verbreiteten, modifizierbaren Vierstrahlertypus (l. c., p. 297—388). Der interessante Gedanke, die Gesetze der Oberflächenspannung und die sich danach ergebenden Formen mit dem Vierstrahler und verwandten lamellösen usw. Gestalten in Beziehung zu setzen, ist durch DREYER's suggestive Anwendungen so allgemein bekannt geworden, daß ein näheres Eingehen darauf überflüssig ist, zumal sich die Forschungsmethode: „Studium der Flüssigkeitsmechanik, Beobachtung und Untersuchung der Organisationsverhältnisse, vergleichende Schlußfolgerung von jenem Gebiet auf dieses“ (l. c., p. 402) später an fast allen Orten als wenig fruchtbar erwies.[1]) Nur ein Beispiel der Anwendungen, die DREYER von seinem

1) Auf ihrem eigensten Gebiet, der Erklärung der Radiolariengerüste, sind DREYER's Hypothese von HÄCKER entscheidende Bedenken entgegengehalten worden (1905b, p. 357—361 u. 1906, p. 32 u. 33). Diese Theorie ist nicht nur nicht ausreichend, sondern weist nicht einmal auf den richtigen Weg, wie schon aus der Zweckmäßigkeit der Radiolarienskeletstrukturen hervorgeht (l. c., 1906). Über eine Art, an der die Prüfung genauer durchgeführt wird, bemerkt HÄCKER zum Schluß: „Zusammenfassend können wir sagen, daß die Stachelbildung von *Auloceros* kein einfacher, durch örtliche Faktoren, nämlich durch die passive Masse der Alveolensubstanz, lokalisierter Abscheidungsprozeß ist, wie dies nach DREYERs Hypothese anzunehmen wäre, sondern daß man es mit einem komplizierten Lebensvorgang zu tun hat, welcher sich aus einer Reihe von Wachstums-, Sprossungs- und Sekretionsprozessen zusammensetzt und dessen Produkte ihrer Form nach, soviel wir zur Zeit sagen können, in erster Linie durch spezifische Gestaltungstendenzen des aktiven Protoplasmas, speziell der plasmatischen Hüllen der „häutigen Stachelanlagen“, bestimmt sind“ (1905b, p. 368).

Die wirklichen Ansätze, die jetzt zu einem kausalen Verständnis einiger Skeletbildungsprozesse bei Radiolarien vorliegen, weisen in ganz anderer Richtung. BORGERT (1900, p. 258—259) hatte bemerkt, daß die

Prinzip machte, mag angeführt werden, weil es unseren besonderen Gegenstand, die Synaptidenanker, betrifft. Bekanntlich hat Dreyer

---

Radialstacheln der Aulacanthiden und auch manche Schalen von Tripyleen weichhäutig angelegt werden. Immermann beobachtete, daß bei den von ihm zur Gattung *Aulokleptes* zusammengestellten Arten die Bildung der Radialstacheln von Diatomeengehäusen ihren Ausgang nimmt. Um diese Fremdkörper sollten Pseudopodien beim Zurückziehen immer eine Kieselschicht ablagern. Von der Form der beim Zurückziehen runzlig werdenden Pseudopodien sollte die Gestalt des definitiven Umrisses abhängen (1903, p. 71—75 u. 1904). Bei den übrigen Aulacanthiden nimmt Immermann in die Länge gezogene Vacuolen als Ausgangspunkt der Skeletbildung an. Häcker faßt Borgert's und Immermann's Befunde auf Grund eigener Beobachtungen, zunächst an *Auloceros*, zu einer neuen Vorstellung über den Verlauf der Skeletbildung bei Radiolarien zusammen. „Als Ausgangspunkt haben wir uns eine längsgestreckte, dünnhäutige, wahrscheinlich mit einer gallertartigen Flüssigkeit gefüllte Blase vorzustellen, welche wir uns mit Immermann als eine in die Länge gezogene ‚Vakuole' oder besser ‚Alveole' denken können" (1905b, p. 366). „Die blasige Stachelanlage besitzt nun, wie weiter aus den Bildern in unzweideutiger Weise hervorgeht, das Vermögen der terminalen Sprossung und dichotomischen Verzweigung" (l. c., p. 367). „Auf das Stadium der Sprossung der häutigen Stachelanlage folgt das Stadium der Verkieselung. Speziell bei großen, reichlich verzweigten Stacheln kommt es auf Grund einer von außen nach innen erfolgenden Abscheidung von Hartsubstanz zunächst zur Bildung einer primären Rinde" (l. c., p. 367), welche bei manchen Formen durch sekundäre Kieselabscheidung von außen nach innen ganz ausgefüllt werden kann — wobei zunächst ein Zentralkanal und an den Vergabelungsstellen kuglige Hohlräume übrig zu bleiben pflegen. Bei *Aulokleptes*, wo Diatomeen und, wie Häcker findet, auch fremde Kieselnädelchen (von *Aulacantha scolymantha* und *Aulographonium*; l. c., p. 368), den Ausgangspunkt bilden können, ist der Prozeß trotzdem im wesentlichen derselbe: „Die vom Weichkörper aufgenommene Diatomeenschale wird zunächst von einer Alveole umschlossen, welche samt der sie umschließenden dünnen Plasmaschicht die ‚häutige Stachelanlage' darstellt. Dieselbe treibt in ähnlicher Weise, wie dies bei *Auloceros* der Fall ist, am distalen Ende Sprossen und nun geht, ebenfalls wie bei *Auloceros*, der Verkieselungsprozeß schichtenweise von außen nach innen vor sich, so daß schließlich das in der Achse gelegene Diatomeengehäuse von demselben erreicht und mit der abgeschiedenen Hartsubstanz amalgamiert wird" (l. c., p. 370). Ganz ähnliche Vorstellungen über den Gerüstbildungsprozeß scheinen nun auch für die Aulosphäriden, Sagosphäriden und Castanelliden zu gelten. Auch hier haben wir zwei Hauptentwicklungsphasen, von denen die erste bis zur Bildung der weichhäutigen Präformierung der Schale oder des Skelets führt. Besonders bei Castanelliden ist das weichhäutige Schalenstadium häufig beobachtet worden (1906, p. 38). An Stelle der Diatomeen bei *Aulokleptes* und *Aulodendron* treten hier lange Kieselnadeln

versucht, den Geltungsbereich seiner Vierstrahlertheorie nicht nur auf Radiolarien und Spongien, sondern auch auf die Skelete der Echinodermen auszudehnen. Er stützte sich dabei vor allem auf die Beobachtung Semon's (1887 a, p. 289 ff.) über den Ursprung der Kalkgebilde der Echinodermen. Die erste Anlage der Skeletelemente eines Pluteus entsteht nach diesem Autor intracellulär als kleines Kalkkörnchen, das bei seiner Vergrößerung Tetraederform [1]) (mit konkaven Flächen) bekommt und nach weiterem Wachstum aus der Zelle austritt, intercelluläre Lage einnimmt und sich dann durch Auswachsen von 3 Ecken zu einem Dreistrahler gestaltet. Semon versuchte seiner Beobachtung allgemeine Bedeutung für die Echinodermen zuzuschreiben: Wir sahen, „dass die Dreistrahler, aus denen sich das Pluteusskelett bildet, ursprünglich von kleinen Tetraedern, also vierachsigen Gebilden abzuleiten sind. Dies scheint nun ein ganz allgemeines Gesetz zu sein, und wenige, wohl nur scheinbare Ausnahmen abgerechnet, glaube ich, sind alle Kalkbildungen der Echinodermen (Larven und entwickelter Thiere) im Grunde von derartigen Tetraedern abzuleiten. Bei einem Theil entwickeln sich alle vier Achsen weiter: in diese Reihe gehören die Rädchen der Auricularien und Holothurien und die Stacheln der Asteriden, Ophiuriden und Echiniden. In einer zweiten Reihe von Fällen entwickeln sich nur drei Achsen, und die vierte tritt zurück. In diesem Falle erfolgt dann das wirkliche Längenwachsthum mit all seinen complicirten Gabelungen und Verzweigungen in einer

(Röhren?) oder eine Schar kleinerer Nadeln (siehe die schöne Abbildung von W. J. Schmidt, 1908, tab. 18 fig. 2), die, wie manche Beobachtungen andeuten (Häcker, 1906, p. 41), für die Architektonik des ganzen Skelets von maßgebendem Einfluß sind und selbst vielleicht durch „richtende Centren“ (l. c., p. 43) eingestellt werden. In der offenbar sehr kurzen ersten Phase müssen wahrscheinlich 3 Prozesse unterschieden werden: „Abscheidung der Primitivnadeln, Abscheidung und Aufquellung der Vacuolengallerte und Bildung der häutigen Grenzlamelle“ (l. c., p. 41—42). „Es folgt nun die zweite Entwicklungsphase, die Periode der mehr successive sich abspielenden, etappenmäßig zu verfolgenden Processe. Zunächst geht die primäre Verkieselung vor sich, d. h. die Umwandlung der häutigen Grenzlamelle in eine starre Kieselschicht. Auf dieser Etappe bleibt der Skeletbildungsproceß bei den Aulosphäriden stehen (fig. 4), während er bei den Sagosphäriden und Castanelliden eine Fortsetzung erfährt“ (l. c., p. 42), die bei den ersteren, von außen nach innen fortschreitend, zur Bildung völlig homogen erscheinender Balken führt.

1) Auch nach Hérouard sollte bei Holothurien ein intracellulares Tetraeder den Ausgangspunkt der Skeletbildung bilden (1889, p. 552).

Ebene, und nur die bloße Dickenzunahme erfolgt auch in anderen Ebenen. In diese Kategorie gehören die plattenförmigen Skelettbildungen sämmtlicher vier Echinodermenordnungen, also bei Weitem die Mehrzahl aller Skelettbildungen bei den Echinodermen überhaupt" (1887 a, p. 293). An diesen Ausführungen, die sich den Erfordernissen der Blasenspannungstheorie sehr näherten, hält Dreyer auch für die Synaptiden-Anker und -Platten fest, obwohl ihm nicht unbekannt war, daß beide Gebilde stabförmig angelegt werden (l. c., p. 305). „Der Anker entspricht einem Dreistrahler, bei welchem ein Stachel stark verlängert, die beiden anderen nach hinten umgebogen sind, analog dem gleichen Verhalten mancher Spongiennadeln" (p. 306). Wie erklärt nun Dreyer die Ankerbildung nach der Vierstrahlerhypothese: „Bei Spongien und Echinodermen kann man eine Bildung von Skelettteilen an der freien Oberfläche des zelligen Körpers nicht wohl annehmen, die Skelettbildung findet hier wohl stets im Inneren des Gewebskörpers, im Mesenchym oder Sekretgewebe statt, aber auch unter diesen Umständen ist die Entstehung von ankerförmigen Skelettteilen leicht erklärbar. Wir brauchen nur an das Gesetz der Blasenmechanik zu erinnern, daß da, wo kleine Blasen an größere angrenzen, sich die Zwischenwände und mithin auch die Kanten nach dem Hohlraum der letzteren konvex hervorwölben; im Grunde ist ja auch dasselbe Verhalten von an die freie Oberfläche eines Komplexes angrenzenden Blasen nur ein Spezialfall dieses Gesetzes, da wir die ganze Außenwelt in diesem Falle als einen einzigen Blasenhohlraum von unendlicher Größe betrachten können. Es ist nur das Aneinandergrenzen verschieden großer Blasenelemente nötig, so sind auch im Innern eines Gewebskörpers die Bedingungen zur Bildung von Ankern erfüllt" (l. c., p. 381).

Wir brauchen kaum auszuführen, daß diese Dreyer'sche Hypothese gegenüber den Tatsachen völlig versagt. Die postulierten Blasen sind hier, wie an manchen anderen Objekten, auf die die Theorie angewendet wurde, einfach nicht vorhanden. Die Krümmung des Ankers erklärt sich, wie ich an anderer Stelle dargetan habe, in ganz anderer Weise (1910 a, p. 348 ff.). Und endlich bleiben die Anker und Platten während ihrer Entwicklung bis zur Vollendung immer in einem Syncytium liegen. Daß der Dreyer'sche Erklärungsversuch gegenüber den oben angeführten Beobachtungen über Korrelation völlig versagt, bedarf wohl keiner näheren Ausführung.[1])

1) Benachbarte Spicula, die etwa von zwei Seiten derselben Blasenschicht anlägen, könnten natürlich auch nach Dreyer's Vorstellungen eine

Ähnliches wie von Dreyer's Theorie läßt sich über die verwandten Vorstellungen sagen, die sich Hérouard (1887 und 1889, p. 551—559) über die Entstehung der Holothurienkalkkörper gemacht hatte. Der durchbrochene Bau der Kalkplatten und ihre regelmäßigen, sechseckig-runden Maschen brachten Hérouard auf den Gedanken, es handelte sich in den Kalkbälkchen dieser Skeletelemente sozusagen um die durch Kalkbescheidung festgelegten Trennungs- und Abplattungslinien von Wanderzellen, die sich zusammengelegt hätten und von denen später je eine in eine Masche des fertigen Kalkkörpers zu liegen käme (der Kern sollte die Verkalkung in seiner unmittelbaren Umgebung verhindern). Die Bildung beginnt damit, daß sich zunächst 4 Wanderzellen zusammenlegen und ein Primärkreuz bilden: „le calcaire se dépose le long des parois de contact de quatre de ces cellules accolées l'une à l'autre et donne une production en forme d'x" (l. c., p. 552). Durch Hinzutreten neuer Zellen schreitet dann die Vergabelung der freien Enden des Primärkreuzes fort, die ersten Maschen schließen sich, neue werden begonnen usw. Hérouard's Erklärung fand keinen Beifall (vgl. Ludwig, 1889—1892, p. 241—243); schon die sehr verschiedene und oft beträchtliche Größe der Maschen mancher Holothurienkalkkörper oder der oft im Vergleich zu einer Zelle enorm große Abstand der Äste eines Primärkreuzes machte das wirkliche Vorhandensein der von Hérouard angenommenen Zellen sehr unwahrscheinlich. Ein näheres Eingehen auf Hérouard's Theorie erübrigt sich aber nach Woodland's neueren Untersuchungen und seiner Kritik (1906, 4; p. 546—548) völlig. Der letztgenannte Autor kommt zu dem, wie mir scheint, durch die Tatsachen gerechtfertigten Urteile: „In fact I must categorically deny the whole series of M. Hérouard's statements. The spicule does not arise as a minute tetrahedron; there are rarely four cells in connection with the terminally bifurcated rod (the more usual number being two), and then they are not hexagonal in form; four newly-arrived cells do not regularly attach themselves to the spicule for its further growth, and however many cells may ultimately be associated with the spicule they have by no means, that symmetrical disposition claimed for them by M. Hérouard" (l. c., p. 547).

Eine kaum bessere Grundlage von Tatsachen kommt Sollas'

einfache Abhängigkeit voneinander aufweisen. Doch fehlen bei Anker und Platte nicht nur die Voraussetzungen der Hypothese, sondern es ist auch die Abhängigkeit beider derart, daß sie mit direkter hydromechanischer Beeinflussung nicht verwechselt werden kann.

Theorie einer Wachstumstendenz der Spicula längs der „lines of least resistance“ (1888, p. LXXV—LXXXII) zu. Sie hat bereits von Minchin (1898, p. 551) hinreichende Kritik erfahren. Allerdings stehen die flächenhafte oder mehr dreidimensionale Entfaltung eines Kalk- oder Kieselkörpers, ihre Regelmäßigkeit, Größe und Form ohne Zweifel nicht selten in Beziehung zu entsprechendem Habitus und Konfiguration der betreffenden Gewebe oder Körperpartien. Bei kleinen intracellulären Spicula muß sich das Gebilde den Raumverhältnissen der Zelle anpassen.[1]) Nur läßt sich eben bezweifeln, daß die Bedingungen der Umgebung diese Korrespondenz in direkter Weise bewirken. Ein gewisser direkter Einfluß wird ja ohne Zweifel vorhanden sein. Ich bin sogar in der Lage gerade von unserem Objekt einen gelegentlich auftretenden kleinen Prozeß in der Formbildung anzuführen, der mit Sicherheit auf die direkte Wirkung von äußeren Bedingungen gesetzt werden kann. Man findet gelegentlich — nicht normalerweise — an den Enden des Ankerbogens einen kurzen Fortsatz, der nicht in Richtung der normalen Bogenspitze weiter zieht, sondern etwa der Handhabe des Ankers zugekehrt ist. An den Figg. K b', d', sowie in Fig. Q b sind diese kleinen gelegentlich auftretenden Fortsätze deutlich zu sehen. Nun wissen wir, daß von den Ankerspitzen ein protoplasmatischer Strang zu der Ankerhandhabe verläuft, ein Strang, der ein abgetrenntes Stück des ursprünglich auch in den Bogenwinkeln des Ankers zusammenhängenden Syncytiums darstellt (Fig. O). Es ist klar, daß diese kleinen Fortsätze des Ankers einfach in ihrem Wachstum dem Plasmastrang gefolgt und durch seine Richtung die eigenartige Orientierung erhalten haben. Aber im allgemeinen glaube ich, daß die entscheidendsten Wirkungen der Umgebung meist darauf beruhen, daß sie entsprechende erblich vorbereitete Reaktionen der Scleroblasten lediglich auslösen.[2])

---

1) O. Schmidt hatte schon früher (vgl. 1873 u. 1875) darauf hingewiesen, daß die Krümmung der sigmaförmigen Körper von *Esperia lucifera* sich dadurch erklären, daß sie auf der Oberfläche einer Kugel oder eines Ellipsoids entstehen (Sollas, 1888, p. LXXVI). — Woodland, 1905, 1, p. 255 ff., 259 u. 274 hat versucht die Zahl und Gruppierung der Scleroblasten und die „saturation of cell-affinities“ für die Bestimmung verschiedener Spiculaformen verantwortlich zu machen: in einer Zelle sollten kuglige, bei 2 Zellen (bzw. 2 Kernen) einachsige Spicula entstehen. Für einen Dreistrahler mußten dementsprechend 3 Doppelzellen vorhanden sein. Vgl. die Kritik von Minchin, 1908.

2) Im einzelnen nehmen natürlich die grobmechanischen Erklärungs-

Woodland hat in Anschluß an Sollas' Gedanken die [übrigens schon von Dreyer (1892, p. 280—282) und Immermann (1904) benutzte] Vermutung ausgesprochen, daß vielleicht zahlreiche vielgestaltige Fortsätze mancher Spicula mit der pseudopodialen Tätigkeit der Scleroblasten in Beziehung gesetzt werden könnten, und als sicher angenommen, „that the perforate character of most echinoderm plate-spicules and of radiolarian shells is due to the necessity for communication across the area occupied by the spicule or skeleton, and is probably determined ontogenetically in each case, though exactly how it is difficult to say" (1907a, p. 71). Es hat keinen Sinn, solche Vermutungen ganz und für alle Objekte zu vernachlässigen. Die Frage ist aber, ob das Moment der direkten Beeinflussung im Verein mit demjenigen der Krystallomorphenbildung genügt, um das Formbildungsproblem in seiner ganzen Ausdehnung zu lösen. Das muß nun unserer Ansicht nach durchaus verneint werden. Woodland selbst deutet noch die Möglichkeit eines dritten Faktors an, nämlich „the influence at a distance — actio in distans — of different parts of the organism on the scleroplasm" (1907a, p. 69).

Wir wollen wörtlich anführen, was Woodland über diesen weiteren Faktor der Spiculaformbildung aussagt: „Concerning factor (b) this has been so little considered that, though in all probability it is a very important one from our present standpoint it is impossible to discuss it at any length. It is probable that factor (b) (in conjunction with factor [a]) has a lot to do with producing that adaptation of the form of the spicule to the architecture of the organism (occasionally it is the reverse) which is often so conspicuous. Crystallomorphs plainly exhibit this feature — the presence of an adjacent though separate object to one side, e. g. clearly modifying the shape of the crystallomorph on that side. Moreover, the or-

---

versuche der Spiculaform und -Orientierung je nach den besonderen Umständen der einzelnen Objekte sehr verschiedene Formen an. (Siehe z. B. Woodland, 1905, 1, p. 260—276.) Bei Spongienspicula hat man z. B. vielfach (Haeckel, 1872, Vol. I, p. 482; Sollas, 1877b, p. 10—11; Woodland, 1905, 1, p. 239) an einen Einfluß der Wasserströmung gedacht. Andere glaubten an eine Abhängigkeit von der Anordnung der Scleroblasten, die sich nach Ansicht von Bidder (1898, p. 66—67) einem Instinkt folgend in die Linien größter Druck- und Zugschwankungen einstellen sollten. Vgl. die Kritik von Minchin (1898, p. 543ff., 1908) und über weitere Vermutungen in dieser Richtung die Zusammenfassung von Minchin, 1910, p. 252ff.

ganism seems to exert a decided influence on the disposition of the spicules in such cases as in certain Radiolaria, e. g. and therefore similar influences may be at work in more complicated organisms. However, we possess no data as jet in connection with this subject, and beyond making the preceding suggestions it is impossible to say anything about it" (l. c. p. 72).

In diesen Ausführungen scheint uns richtig zu sein, daß überhaupt noch ein neuer unbekannter Faktor existiert. In der Tat sagt Woodland auch unmittelbar vorher, daß der grobmechanische Faktor in der Bestimmung der komplizierteren Spiculaformen nur ein Hilfsfaktor sein könnte. Richtig scheint uns auch der Hinweis auf die Formbildung der Radiolarienskelete, bei der jener vor der Hand dunkle Faktor der Gestaltung sich außerordentlich lebhaft aufdrängt und schon Haeckel zu bemerkenswerten Äußerungen veranlaßt hatte (1866).[1]) Dagegen scheint uns der Gedanke einer Fernwirkung keine wirkliche Aufklärung zu enthalten, und auch die Bemerkung über die Beeinflussung der Krystallomorphen ist allzu kurz und unbestimmt.

Wir haben indessen den grobmechanischen Faktor der Formbildung noch nicht erschöpfend berücksichtigt. Ein allgemeines Urteil über seine Mitwirkung oder seine Nebensächlichkeit läßt sich nicht geben oder genügt wenigstens nicht; denn es ist klar, daß seine Bedeutung immer von den speziellen Untersuchungen des einzelnen Falles abhängt. Es ist deshalb geboten zuzusehen, was diesem Faktor bei der Bildung von Anker und Platte der Synaptiden zugeschrieben werden kann.

Wir können in dieser Richtung Woodland's Betrachtungen folgen.

1) „Eine der wichtigsten, aber am schwierigsten zu begreifenden Erscheinungen, auf welche wir immer wieder zurückkommen müssen, ist die Thatsache, dass ein formloser festflüssiger Eiweissklumpen, offenbar lediglich vermöge seiner specifischen atomistischen Constitution, die complicirtesten und regelmässigsten festen Formen hervorzubringen vermag; und doch können wir uns von dieser Thatsache an vielen Protisten, besonders den Rhizopoden, ganz bestimmt überzeugen. Die verwickelten und bestimmt geformten Kiesel- und Kalk-Skelete der Acyttarien und Radiolarien sind das unmittelbare Product einer vollkommen formlosen Plasma-Masse, von deren festflüssigem Zustande uns das bekannte Phaenomen der Sarkode-Strömung in jedem Augenblick den handgreiflichen Beweis liefert. Diese merkwürdigen Erscheinungen werfen auf die formbildende Function des Plasma und der Plastiden überhaupt das bedeutendste Licht" (1866, Vol. 1, p. 190. Verwiesen wird auf den Abschnitt über das Wachstum in der Monographie der Radiolarien, Berlin 1862.

Dieser Forscher hat die Orientierung und die Gestalt des Ankers mit mechanischen Bedingungen in der Körperwand der Synaptiden in Zusammenhang gebracht.

Die Anker liegen immer, wie wir oben sahen, mit ihrem Schaft quer zur Längsachse des Tieres (Fig. A), während der Ankerbogen einmal links, ein andermal rechts liegt. Nun wird jeder Anker zuerst als kleines Kügelchen angelegt (das ungefähr in die Ansatzstelle des Bogens eingeht und) das nach einer Seite ein sich mehr und mehr verlängerndes Stäbchen aus sich hervorgehen läßt, (1907, 7 p. 486, 487 und 496; tab. 29 fig. 2—9). Dieses Stäbchen stellt den späteren Ankerschaft dar und ist ganz von vornherein richtig, d. h. quer zur Körperachse, orientiert (l. c., p. 487, 491). Diese Orientierung führt nun Woodland auf die Querfalten zurück, die in der Körperwand bei den oft sehr starken Kontraktionen der 5 großen Radiärmuskeln auftreten (l. c., p. 491 und 497). Auch ich bin, wie schon oben betont wurde, der Meinung, daß es sich in der queren Lage der Anker um eine Anpassung an die Faltenbildung handelt, aber es ist mir doch sehr fraglich, ob diese Querfalten die Lage einfach direkt erzwingen. Woodland geht aber soweit, zu behaupten, daß auch die Lagerung der ersten kurzen Stäbchenanlage schon durch die Längsfalten der Körperwand erklärbar sei: „it seems clear that the initial granule of the spicule will elongate in the transverse grooves formed in the body-wall during such contractions“ ... „and no objection can be taken to this view on the ground that the outgrowth of the initial granule is appropriately orientated from the very first, since the grooves may be assumed to be quite capable of determining the direction of the initial as well as of the later growth of the spicule“ (l. c., p. 491).

Ich halte besonders den letzten Teil dieser Überlegung nicht für richtig, denn erstens wird die Wirkung der Querfalten um so geringer sein, je geringer die Länge des Stäbchens ist, dessen Lage jenen Falten hinderlich sein könnte. Auf die erste Stäbchenanlage übt daher die Faltenbildung vielleicht gar keinen Einfluß aus. Ferner scheint mir Woodland zu vergessen, daß doch die Primärkreuze der Ankerplatten (bei *L. inhaerens* usw.) an derselben Stelle wie die Anker nicht quer, sondern parallel mit der Längsachse liegen. Warum sollten nun diese nicht genau so wie das erste Ankerstäbchen durch die Querfalten in Querlage gedrängt werden? Darauf könnte Woodland vielleicht noch antworten, daß die Plattenprimärkreuze erst angelegt würden, wenn der Ankerbogen schon vorhanden ist

und durch seine sperrenden Enden einen gewissen Schutz gegen den Querfaltendruck gewährte. Aber auch diese Überlegung ist noch nicht entscheidend; denn es gibt zahlreiche ankerlose Primärkreuze von Platten, die in der Längsrichtung des Körpers angelegt werden bzw. diese Lage beibehalten.

Wir kommen daher zu dem Schluß, daß die Querlage der Anker zwar vielleicht als eine Anpassung an die Längskontraktionen betrachtet werden kann, aber nicht durch diese direkt erzwungen wird und daß der Organismus imstande ist, je nach erblich festgelegter Forderung unbekümmert um die Falten ein Primärkreuz parallel oder senkrecht zu den Falten anzulegen.

Dagegen leugnen wir nicht, daß die Falten der Körperwand vielleicht als auslösende Faktoren die Anlage von Anker und Platte beeinflussen.

Der zweite Punkt in der Gestaltung des Ankers, den Woodland auf direkte Wirkung mechanischer Faktoren zurückführen zu können glaubt, betrifft die Entstehung des Bogens (l. c. p. 492—494 und 497). Freilich soll auch nach Woodland bei der Bogenbildung im Anfang noch ein anderes Moment in Betracht kommen, nämlich die Tendenz zur Gabelung, die bei fast allen Holothurienkalkkörpern vorhanden zu sein scheint (l. c., p. 494 und 497). Unter dieser Voraussetzung läßt sich dann folgende Überlegung anstellen: die Körperwand der Synaptiden zeigt nicht nur Längskontraktionen, sondern auch Zusammenziehungen in dazu senkrechter Richtung. Sie werden durch die Ringmuskulatur hervorgerufen und bedingen ein Abheben und Längsfaltigwerden der Epidermis (vgl. Becher, 1907, p. 562), deren absolute Länge natürlich unverändert bleibt und der Verkleinerung der Quermuskulatur und des Durchmessers ihres Kreises nicht folgen kann. Die Falten der Haut werden nun in diesem Zustande zum Teil durch die Anker mitbedingt. Diese relativ langen unbiegsamen Gebilde drücken dabei die schlaffe Epidermis in Taschen nach außen vor (vgl. Fig. B). In diesen Taschen liegt das Bogenende des Ankers, das von Anfang an mit der Epidermis in Zusammenhang bleibt (Woodland, 1907, 7, p. 493), während sich der Stiel schräg in die Cutis richtet und daher an der Bildung von Taschen keinen direkten Anteil nimmt.

Und nun schließt Woodland (l. c., p. 493—494): „The knobbed extremity of the anchor supporting a pocket-like protrusion of the dermal epithelium, it seems probable that the lateral extension of

the knob to form the recurved arms of the anchor-bow is, after all, but an illustration of the disposition of skeletal matter in the direction of least resistance." Von diesem Gedanken kann man vielleicht wiederum vermuten, daß er insoweit richtig ist, daß in dem Ankerbogen eine Anpassung an die Form der Tasche vorliegt. Für die Anwendung der lines of least resistance Theorie spricht sogar in diesem Falle besonders meine Beobachtung über die ursprüngliche Gestalt des Ankerbogens und seine phylogenetische Entwicklung. Nach meinen Befunden an *Leptosynapta minuta* (1910a, p. 348—353, tab. 21, fig. 4—6) besteht jede Hälfte eines Ankerbogens ursprünglich aus den inneren Armen einer regelmäßigen dreifachen Vergabelung, bei der die äußeren Gabeläste, also diejenigen, die dem Außenrande der Tasche zugekehrt sind, einfach obliterieren, wie es scheint einfach deshalb, weil sie keinen Platz hatten.

Trotzdem befriedigt mich diese Erklärung nicht. Die angedeuteten Momente mögen mit in Frage kommen und vor allem vielleicht als auslösende Faktoren ihre Rolle spielen; sicher scheint mir auch hier, daß sie nicht die ganze Erscheinung erklären können. Man bedenke folgendes: die Ankerbogen haben bei verschiedenen Arten charakteristisch verschiedene Form, bei der einen ist der Bogen mehr halbkreisförmig, während er bei der anderen ziemlich unvermittelte Knicke aufweisen kann. Dazu kommt, daß das Verhältnis von Ankerspitzenabstand zu Ankerlänge ein bei verschiedenen Arten konstant verschiedenes zu sein scheint. Solche konstante Kleinigkeiten können meiner Ansicht unmöglich in dieser konstanten Weise durch die grobmechanische Wirkung der „Tasche" erklärt werden. Die Größe der Taschen könnte zur Not erklären, daß bei der einen Art die Ankerbogen durchweg größer wären als bei der anderen. In Wirklichkeit ist aber das, was zu erklären ist, viel verwickelter. Die Größe des Ankerspitzenabstandes selbst variiert innerhalb ziemlich weiter Grenzen bei derselben Art und demselben Individuum (vgl. Fig. G a, b). Das Merkwürdige ist aber, daß trotzdem das Verhältnis von Ankerspitzenabstand zu Ankerlänge konstant zu sein pflegt (vgl. unsere obige Darstellung dieser Verhältnisse). Gegenüber diesen Tatsachen scheint mir die grobmechanische Erklärung ohnmächtig zu sein, und das Versagen an diesen Punkten macht uns mißtrauisch gegenüber der Leistung des grobmechanischen Faktors an denjenigen Stellen, wo auf den ersten Blick eine ausschlaggebende Beteiligung dieses Faktors vermutet werden kann.

Wir sind damit am Ende unserer Betrachtungen über den Erklärungswert der bisherigen Hypothesen über die Formbildung bei Entstehung der Spicula angekommen. Ich glaube, daß der Leser bei der Verfolgung der angeführten Tatsachen und Forschungen zu der Überzeugung gekommen sein wird, die wir schon im ersten Teile unserer Abhandlung andeuteten. Unsere bisherigen Vorstellungen über die Faktoren der Spiculabildung sind unzureichend. Es wird das besonders für denjenigen deutlich geworden sein, der sich bei den kritischen Erörterungen des vorliegenden Abschnittes immer die in dem vorhergehenden mitgeteilten neuen Tatsachen im Gedächtnis gehalten hat.

Wir wollen hier noch einmal ausdrücklich hervorheben, daß die Bemerkungen in diesem Abschnitt nicht eine „vernichtende Kritik" der bisherigen Forschungen über die Formbildung der Spicula bedeuten wollen. In nicht wenigen Resultaten jener Untersuchungen handelt es sich auch unserer Meinung nach um dauernde Fortschritte von bleibendem Wert. Unsere Aufgabe lag lediglich darin, deutlich zu machen, daß der Erklärungswert der bisherigen Entdeckungen und Hypothesen durchaus nicht ausreicht, um ein richtiges Bild von der Gestaltbildung der Spicula zu geben. Die Übertreibung des grobmechanischen Erklärungsmomentes und der Anspruch der Krystallisationstheorie, im Verein damit eine ausreichende Erklärung zu bieten, sind unberechtigt und verführen lediglich dazu, sich über die eigentliche im Formbildungsproblem zugrunde liegende Schwierigkeit hinwegzutäuschen.

V. Genauere kausale Analyse der Anker- und Plattenentwicklung unter normalen und veränderten Bedingungen.

Das Problem der Gestaltbildung in einheitlichen Protoplasmamassen.

Versuch, die Formbildung in Syncytien durch Zusammenwirken von Gestaltreizen und erblichen Gestaltresiduen und durch Selektion überproduzierter Schwankungen der morphogenen Reaktionen zu erklären.

Nachdem wir im vorhergehenden Abschnitt versucht haben die Grenzen des Erklärungsbereiches der grobphysikalischen Theorien

bei der Spiculabildung zu ziehen, können wir nunmehr daran gehen das Restphänomen näher ins Auge zu fassen. Die Krystallisationstheorie hat uns nur über das bei der Formbildung verwendete Material einige Erkenntnisse vermittelt; für das eigentliche Gestaltungsproblem ergaben sich dabei kaum Anhaltspunkte. Die Krystallomorphentheorie hat vielleicht berechtigtere Ansprüche aufzuweisen. Es wäre nicht unmöglich, daß dieselbe zufällige Kalkkörperformen (man denke an diejenigen mancher Cölenteraten) hinreichend erklären könnte. Aber auch diejenigen Formen, die bei Krystallomorphenbildung entstehen können, haben wahrscheinlich in den meisten Fällen nur den Ausgangspunkt gebildet und das Material, das nun vom Organismus verwertet und in zweckmäßiger und erblicher Weise umgebildet wurde. Von dem grobmechanischen Faktor endlich fanden wir, daß derselbe sicherlich als Bedingung bei der Formbildung seine Rolle spielt, daß aber sein direkter Einfluß auf die Spiculaform in den meisten Fällen sehr gering ist. Auch dann, wenn sich ein direkter Einfluß der grobmechanischen Bedingungen dem Beobachter aufdrängt, scheint es sich großenteils nicht um direkte unvorbereitete Wirkungen dieses Einflusses zu handeln, sondern um die Auslösung erblicher morphogener Prozesse.

Nach Abzug der nach solchen Prinzipien erklärbaren Erscheinungen bleibt noch das Wesentlichste des Gestaltungsproblems zurück. Ja wir können sagen, daß das eigentlich biologische Formbildungsproblem erst dadurch isoliert worden ist. Es ist nun unsere Aufgabe zu untersuchen, ob das Restphänomen in seiner Isolierung Züge aufweist, die einer Betrachtung desselben allgemein biologischen Wert verleihen. Es wäre nicht undenkbar, daß das Restphänomen als ein sehr verwickelter Komplex von Erscheinungen nur eine Erklärung aus seinen einzelnen uns vorläufig unzugänglichen Elementen gestattete und daß eine Betrachtung desselben vorläufig fruchtlos bleiben müßte. Eine unklare Ahnung und Zustimmung zu dieser Meinung ist es offenbar, die die agnostische Haltung der meisten Forscher gegenüber solchen biologischen Grundfragen bedingt. Es wäre indessen noch die andere Möglichkeit denkbar, daß das Restphänomen, trotz seiner komplexen Zusammensetzung aus vor der Hand unzugänglichen Elementen, Züge aufwiese, die es gestatteten, dasselbe zu anderen biologischen Phänomenen in Beziehung zu setzen. Auf diese Möglichkeit zielt unsere Darlegung.

Nun wäre es vielleicht angebracht, zunächst einmal alle die-

jenigen Tatsachen noch einmal zusammenzustellen, die auf das isolierte biologische Gestaltungsproblem besonders deutlich hinweisen. Wir wollen aber eine solche Übersicht hier umgehen und uns direkt denjenigen Tatsachen zuwenden, die wir oben über die Bildung von Anker und Platte und ihre Korrelation gegeben haben. Diese Funde lassen unser Problem in besonders auffallender Weise hervortreten. Nachdem wir dann das Problem an diesem Objekt kennen gelernt haben, ist es leicht, dasselbe auch dort herauszufinden, wo es weniger hervortritt. Zum Verständnis der folgenden Betrachtungen muß man sich stets die in unserem dritten Abschnitt mitgeteilten Tatsachen genau gegenwärtig halten.

Um während der folgenden Betrachtungen gegenüber der verwirrenden Zahl der diskutierten Möglichkeiten die Übersicht nicht zu verlieren, wird es von Vorteil sein, sich folgende für den Gang der Untersuchung maßgebende Überlegung deutlich zu machen.

Ein volles Verständnis der Formbildung scheint zweierlei zu erfordern: Kenntnis der auslösenden Reize und ihrer Verschiedenheit an verschiedenen Stellen und Verständnis der ausgelösten Prozesse selbst.

Der erste Teil unserer Aufgabe wird also im Suchen nach formativen Reizen bestehen. Wir finden, daß die durch die Beobachtungen festgestellten Beeinflussungen von Querfalten der Körperwand und weiter vielleicht von einer polaren Struktur des skeletogenen Plasmas abhängen könnten. Die weitere Analyse zeigt uns indessen formative Wirkungen, bei denen jene Quellen auslösender Reize nicht mehr genügen und von denen man sich vor der Hand nur schwer eine Vorstellung machen kann, die sich aber besser verstehen lassen, wenn wir Gestaltreize des schon Gebildeten und seiner Teile hinzuziehen.

Wenn die ausgelösten Prozesse selbst wieder Formbildungsprozesse sind, so würde daraus folgen, daß auch in der erblichen Anlage noch irgendwelche Gestaltrepräsentationen vorhanden sein müssen. Man kann demgegenüber aber versuchen, die ganze Leistung sozusagen den auslösenden Reizen aufzubürden, und danach streben, für jeden Punkt eines Spiculaentwicklungsstadiums einen ganz besonderen auslösenden Reiz zu finden, der nun nur zu Kalkablagerung von bestimmter Intensität Veranlassung zu geben brauchte. Damit wäre der eigentliche ausführende Teil, das, was ausgelöst wird, bei der Formbildung sehr einfach und frei von dem Gestaltelement. Auch unsere Deutung gelangt zu diesem Ziel; aber wir überzeugen uns schon vorher, daß damit trotzdem nicht eine extreme Verein-

fachung des erblich Vorhandenen angenommen werden kann. Damit wenden sich unsere Betrachtungen von den auslösenden Reizen mehr den erblichen Anlagen zu.

Einerseits muß nämlich das kalkbildende Plasma — auch wenn es nachher nichts anderes tut als an den einzelnen Stellen schneller oder langsamer Kalk abzusetzen — dazu noch die Fähigkeit besitzen, von jenen zahlreichen einzelnen Gestaltreizen in richtiger Weise beeinflußt zu werden. Es muß sozusagen für jeden besonderen auslösenden Gestaltreizkomplex disponiert sein. Eine solche Disposition kann man sich aber kaum anders vorstellen als durch die Annahme, daß auch erblich etwas vorhanden ist, das jene Gestalten irgendwie repräsentiert. Wir werden dadurch auf den Gedanken geführt, daß die erbliche Disposition für Gestaltreizung im Grunde Ähnlichkeit darböte mit der Disposition, die Gedächtnisresiduen früherer Eindrücke für die Wirkung späterer Reaktionen darbieten.

Auf der anderen Seite aber dokumentiert sich die kompliziertere Natur und die größere Bedeutung des im skeletogenen Plasma Vorhandenen auch darin, daß im anormalen Geschehen, bei Störungen der normalen Entwicklung, der Anschein entsteht, als ob neben den (veränderten) Gestaltreizen und den letzten Akten der Ausführung, ein Etwas wirksam wäre, das gleichwohl die Formbildung zum normalen Ziele hinzuführen strebte. Wenn dieser Anschein nicht zu der unnaturwissenschaftlichen Annahme einer rätselhaften Wirkung des zukünftigen Ganzen, des Zieles führen soll, so muß man annehmen, daß jenes „Streben“ zum Ziel sich einfach dadurch erklärt, daß erbliche Residuen (Engramme) der definitiven Gestalt oder ihrer Teile mit wirksam sind und nur eine Wirkung eines zukünftigen metaphysischen „Zieles“ vortäuschen.

Unsere weiteren Ausführungen sind dann der Aufgabe gewidmet, deutlich zu machen, wie die Gestaltreize mit den erblichen Gestaltresiduen zusammenwirken und wie sich ihre Wirkung sozusagen an den richtigen Stellen des Kalkkörpers äußern kann. Wir hoffen zeigen zu können, daß sich in den von uns entwickelten Gedankengängen kein Schritt findet, den der Naturforscher Grund hätte nicht mit zu tun. Ja wir können die bei unserem Objekt vorliegenden Verhältnisse in engste Beziehung setzen zu den Verhältnissen bei anderen bekannteren Gegenständen der Forschung, besonders zu einigen Problemen der Gehirnphysiologie und zu der „trial and error“-Methode im „Verhalten“ der Organismen. —

Wir wollen zunächst die Orientierung des Primärstäbchens von Anker und Platte betrachten. Schon bei der allerersten Anlage, wenn die Falten der Körperwand noch keinen einfach mechanischen Einfluß ausüben können, sehen wir das kleine Ankerstäbchen in bestimmter Orientierung zu der Körperwand angelegt. Dasselbe gilt von dem Primärstäbchen der Platte, wenn sie sich einmal ausnahmsweise ohne Anker entwickelt. Beachtenswert ist ferner, daß die Stäbchen, je nachdem ob aus ihnen ein Anker oder eine Platte wird, (bei Typus I) eine andere Orientierung annehmen. Diese Verschiedenheit der Lage kann aber trotzdem nicht mit dem Habitus des angelegten Stäbchens direkt und unbedingt in Zusammenhang stehen; denn wir sehen einerseits bei anderen Synaptiden die Primärstäbchen der Platten parallel den Ankern angelegt und wissen schon, daß auch bei den Arten vom Typus (1) der *Leptosynapta bergensis* und *inhaerens* das Plattenstäbchen anormalerweise einmal in derselben Richtung wie der Anker angelegt werden kann. Daraus ziehen wir den Schluß, daß die schon in der Anlage von Anker und Platte hervortretende Verschiedenheit in erblichen Dispositionen des Scleroplasmas vorhanden sein muß. Schon bei der ersten Anlage eines Primärstäbchens ist die Entscheidung darüber gefallen, ob daraus ein Anker oder eine Platte werden soll. Die mechanischen Faktoren der Umgebung können nicht das allein Entscheidende sein; denn sonst müßte z. B. aus einem sich selbständig entwickelnden Primärstäbchen einer Platte (vom 1. Typus) nach zufälliger Drehung um 90° ein Anker werden, was nicht der Fall ist. Es wird also nicht zunächst ein gemeinsames Grundschema angelegt, aus dem nachträglich noch Anker oder Platte werden kann, sondern die Entscheidung: Anker oder Platte ist in der Tat schon bei der ersten Anlage des Primärstäbchens getroffen. Insofern zeigt die Formbildung schon bei diesem ersten Schritt einen präformistischen Charakter. Daß dieser Präformismus in der Gestaltung kein absoluter ist, wird sich gleich ergeben.

Aber auch wenn die Entscheidung darüber, ob ein Anker oder eine Platte gebildet werden soll, von Ursachen getroffen wird, die man zu dem dunklen Komplex der „inneren, erblichen Ursachen“ zu rechnen gezwungen ist, so muß wegen der Orientierung der Gebilde zu den Hauptrichtungen des Körpers trotzdem irgendein äußerer Einfluß auf das Scleroplasma ausgeübt werden, nach welchem die Orientierung des sich bildenden Stäbchens sich

vollziehen kann. Auch wenn die Primärstäbchen nicht grob durch die Falten der Körperwand in eine bestimmte Richtung gezwängt werden, so kann doch das Scleroplasma — so rätselhaft seine Leistung auch sein mag — die richtige Orientierung nicht sozusagen aus der Luft greifen. Die durchgängige gesetzmäßige Bedingtheit aller Vorgänge zwingt eine Ursache der Orientierung anzunehmen, und da die Orientierung sich auf den übrigen Körper bezieht, so muß in dem Körper eine solche Orientierungsmöglichkeit gegeben sein.

Nun ist diese Schwierigkeit in unserem Falle nicht so groß, wie sie Woodland im allgemeinen für Scleroblasten hingestellt hatte. Die Verbindung der Skeletbildner mit Teilen des übrigen Körpers, um die es sich bei dieser Frage natürlich handeln muß, ist in unserem Falle nämlich tatsächlich gegeben. Woodland selbst hat (1907, 7, p. 486—488 und 496; tab. 29, fig. 1) nachgewiesen, daß das Syncytium, in dem Anker und Platte entstehen, in direktem Zusammenhang mit dem äußeren Epithel steht. Dieser Zusammenhang ist ohne Zweifel vorhanden, obwohl wir Bedenken tragen, mit Woodland einen ectoderm-epithelialen Ursprung jenes Syncytiums anzunehmen. Dagegen scheint gleichfalls festzustehen, daß auch später das Syncytium durch einige protoplasmatische Züge mit dem äußeren Epithel in Verbindung bleibt (l. c., p. 487). Es ist wahrscheinlich, daß durch diesen Zusammenhang der die Orientierung vermittelnde Reiz übertragen wird, und diese Folgerung steht in gutem Einklang mit der Annahme, zu der wir im 3. Teile unserer Untersuchung geführt wurden. Dort hatten wir vermutet, daß es entweder Ringmuskelfasern, Bindegewebszüge der Cutis oder feinste Fältchen der Epidermis sein müßten, nach der die Richtung der jungen Primärstäbchen von Ankern und isolierten Plasten stattfinden könnte. Woodland's Beobachtung stützt natürlich die letztere Ansicht.

Wir sehen aus unserer bisherigen Erörterung, daß die Erklärung der ersten Orientierung auch dann nicht hoffnungslos ist, wenn man die grobmechanische Wirkung der Umgebung nicht heranzieht.

Nun entsteht für uns die Frage: wie haben wir uns die Wirkung der feinen Falten der Epidermis (bzw. der Bindegewebszüge usw.) vorzustellen. Wir begnügen uns im wesentlichen mit einer Interpretierung der Tatsachen. Das Syn-

cytium hängt zunächst innig mit der Epidermis zusammen. Die Querfalten derselben werden also in dem Syncytium bestimmte Eindrücke erzeugen. Diese Eindrücke müssen die Ursache für die Orientierung des Primärstäbchens abgeben. Nun ist freilich nicht einzusehen, wieso diese eventuell auftretenden Eindrücke für die Ablagerung des kohlensauren Kalkes in dem Syncytium bestimmend werden sollten. Vielleicht wäre es bei Heranziehung der Erfahrungen über Krystallomorphenbildung noch einigermaßen verständlich, daß das Ankerstäbchen jenen Fältchen parallel abgelagert wird, aber dann müßte es um so mehr wundernehmen, wenn andere Primärstäbchen durch dieselben Faktoren in dazu senkrechte Richtung gezwungen würden. Und dazu kommt, daß nicht zufällig etwa ein Stäbchen bald quer bald längs angelegt wird, sondern daß regelmäßig die einen quer, die anderen, nämlich die von Platten (vom I. Typus), längs angelegt werden, ohne daß doch dieser Unterschied in der Richtung mit dem Habitus des Stäbchens unbedingt zusammenhinge und in einem damit bestimmt würde (vgl. oben). Aus alledem folgt, daß es sich in der Tat nicht um einen unvermittelten Einfluß der Eindrücke des Syncytiums handeln kann, sondern daß die Einwirkung von der Art jener eigenartigen Auslösungswirkungen sein muß, die für die Reizwirkung charakteristisch ist. Es muß eine erbliche Verschiedenheit vorhanden sein, durch die bestimmt wird, daß die Ankerprimärstäbchen parallel, diejenigen der Platten senkrecht zu den Falten der Körperwand gebildet werden. Der Eindruck des Syncytiums bietet dann sozusagen das Mittel, durch das diese erblichen, verschiedenen Bestimmungen sich betätigen können. Wenn die Platte erblich bestimmt wird, sich mit einem dem Anker parallelen Stäbchen anzulegen, so kann dieser durch die Erbanlagen aufgedrängten Forderung an der Hand der orientierenden Falten genügt werden. Eben die Selbständigkeit der Orientierung gegenüber dem orientierenden Mittel zeigt unverkennbar, daß es sich um einen mittelbaren, nämlich durch die Erbanlagen vermittelten, Auslösungsprozeß, handelt.

Wir haben jetzt über die Beeinflussung herausbekommen, daß es eine auslösende Reizwirkung ist, die erbliche Dispositionen voraussetzt. Diese Erkenntnis ist schon sehr wichtig; wir müssen jetzt aber noch weiter fragen: wie kann man sich den richtenden auslösenden Einfluß vorstellen; in welcher Weise kann sich die angenommene Einwirkung vollziehen?

Hier liegt eben noch ein besonderes Problem, das wir zwar nicht restlos lösen können, da wir dazu wohl des Schlüssels zu den Lebensprozessen überhaupt bedürften, das wir aber trotzdem uns in seiner Eigenart möglichst deutlich machen müssen. Wir haben ein Syncytium, einen Protoplasmaklumpen mit Kernen. Auf einer Seite dieser zähflüssigen Masse werden einige Falten eingedrückt. Frage: wie kann dieser eine Richtung festlegende Eindruck für eine andere Richtung bestimmend werden? Durch direkten Kontakt u. dgl. kann die Bestimmung nicht vor sich gehen, dem widerspricht, daß auch senkrechte Orientierung zu den Falten stattfinden kann. Die Sache ist also, daß in dem Protoplasma an einer Seite durch eine Falte ein Reiz gebracht wird, der eine Richtung festlegt, und daß nun das Plasma imstande ist, an anderer Stelle seine Bildungen nach dieser Richtung einzustellen. Da das Plasma nicht fest ist und keine sichtbare, das ganze Syncytium durchsetzende, geeignete Architektonik besitzt (die überdies bei Bewegung des Plasmas gestört werden würde), so ist es schwer, sich davon ein wirkliches Bild zu machen.

Nun braucht man nicht zu befürchten, daß ich auf Grund dieser Tatsache mit einer Fernwirkung der einen Richtung auf die andere anrücken und sogleich einen Vitalismus anführen wollte. Das Plasma zeigt ja sicherlich Reizleitung als ganz allgemeine Eigentümlichkeit, so daß für eine Vermittlung von der einen Richtung zu der anderen schon gesorgt ist. Und gegen einen voreiligen Vitalismus mag eine physikalische Analogie (die nicht etwa eine Erklärung sein will!) angeführt werden. Man denke sich einen Stabmagnet und darunter ein Eisenstäbchen. Der Stabmagnet soll horizontal und festliegen, das Eisenstäbchen aber um seine Mitte, die gerade unter der Magnetrichtung liegt, in horizontaler Richtung drehbar sein. Dann gibt es zwei Ruhelagen für das Eisenstäbchen, diejenige parallel und diejenige senkrecht zu dem Magnetstab. Auch diese Analogie hinkt natürlich, denn die eine Ruhelage des Eisenstäbchens würde nur eine labile sein. Es wäre aber ein leichtes, sich einen komplizierteren mechanischen oder elektrischen Apparat auszudenken, der so eingerichtet wäre, daß bei der bestimmten Stellung eines Hebels ein anderer nur die parallele oder dazu senkrechte Stellung einnehmen könnte. Jeder Techniker stellt ohne weiteres eine solche Vorrichtung her, wenn sie — etwa als Sicherheitseinrichtung oder dgl. — gebraucht wird. Auch eine derartige Einrichtung würde dann freilich noch viel starrer sein als diejenige, die man in dem Sclero-

syncytium voraussetzen muß. Aber sie ließe sich beweglicher herstellen, wenn man mit der nötigen Geduld größere Komplikation anwendete. Auf diesem Wege könnte man dem organischen Phänomen mit maschinellen Einrichtungen, in der Leistung wenigstens, nachstreben. Ob dieses Nachstreben immer weiter getrieben werden könnte und ob es die Wissenschaft nicht lieber doch mit einer vitalistischen Annahme versuchen sollte, steht dahin. Wir wollten mit unserer Analogie nur dartun, daß uns die Frage Vitalismus oder Mechanismus bei jenem Problem nicht zu beeinflussen braucht.

Nach diesem ersten Zusammentreffen mit einem eigenartigen Problem bei der Erörterung der Orientierung selbständiger Primärkreuze von Anker und Platte gehen wir jetzt zu der Besprechung einer weiteren Einzelheit unserer Beobachtungen über. Was bestimmt die Orientierung der Plattenprimärstäbchen in dem normalen Fall, in dem sich die Platten immer in Zusammenhang mit einem Anker, und zwar geraume Zeit später als dieser, anlegen? Auch hier könnte, wie schon oben im dritten Abschnitt dargelegt wurde, der bestimmende Reiz von den Falten der Haut ausgehen. Aber wir haben bereits ausgeführt, daß es wahrscheinlicher ist, daß in diesem Falle dieser Reiz wenigstens nicht allein wirkt. Die Tatsache, daß man gelegentlich Anker findet, die nicht genau quer liegen und deren zugehöriges Plattenprimärkreuz trotzdem senkrecht auf dem Anker steht, machen es zwar nicht sicher, aber doch etwas wahrscheinlich, daß die Orientierung in dem normalen Falle sich nach dem Anker richtet. Es spricht ja auch nichts dagegen, daß sowohl die Falten[1]) der Körperwand wie auch der Anker hier als Orientierungsreiz dienen können.

Wie ist nun die Abhängigkeit des Primärkreuzes der Platte von dem Anker zu verstehen? Beides sind, wie wir wissen, getrennte Teile, und zwar Teile, die tot sind und die aktiv keinen Einfluß ausüben können. Die Richtung des Ankerschaftes muß aber irgendwie wirksam werden.

Die Frage hat auf den ersten Blick wegen der Selbständigkeit der beiden Gebilde einen paradoxen Charakter. Dies verliert sich

---

1) Hierzu ist ferner zu bedenken, daß die Verbindung des Syncytiums mit dem äußeren Epithel später nur noch durch einige dünne Stränge beibehalten wird (Woodland, 1907, 7, p. 487).

aber bis zu einem gewissen Grade, wenn wir die in unserem Falle gut bekannten Protoplasmaverhältnisse bei dem Ursprung der beiden Teile in Betracht ziehen. Anker und Platte sind nämlich als Kalkkörper wohl selbständig, aber sie entstehen doch in ein und demselben Syncytium. Diese Entdeckung verdanken wir Woodland (1907, 7, p. 487—489, 495, 497 und tab. 29 fig. 13—16). Von der Mitte des Ankers wandern, um die Zeit, wenn dessen Arme ungefähr halbe Länge erreicht haben, etwa 6—10 mit entsprechender Plasmamasse versehenen Kerne nach der Innenseite des Ankers und bilden dort einen leicht unterscheidbaren, aber doch mit dem anderen Teile des Syncytiums zusammenhängenden Klumpen (Fig. 0). In diesem Klumpen entsteht die Platte. Die Wanderung einer Anzahl von Kernen nach der Stelle, wo das Plattenprimärkreuz angelegt werden soll, ist — wie schon Woodland hervorgehoben hat — eine seltsame Erscheinung. Eine Erklärung dafür haben wir vor der Hand nicht. Man könnte denken, daß dieses zweckmäßige Wandern mehrerer Kerne damit zusammenhinge, daß bei der Plattenanlage vor allem Kerne in der Nähe sein müßten. Obwohl nun zwar Schaxel (1910, p. 576—578, Textfig. 7 u. tab. 23 fig. 78—83) beobachtete, daß die ersten Anlagen der Kalkkörper von (aus dem Kern emittiertem) Chromatin umgeben sind, so spricht doch das Vorhandensein von nur wenigen Kernen (2) in dem Plasmaüberzug komplizierter Holothurienkalkkörper nicht für einen unvermittelten Einfluß der Kerne. Die Kerne liegen oft sehr weit von den Stellen lebhaftesten Wachstums ab, und ihre nähere Umgebung zeichnet sich manchmal eher durch Mangel von Kalkablagerung als durch Steigerung aus. Wenn überall emittiertes Chromatin die eigentlichen Zelleistungen anregte, so wäre dieses Fernsein der Kerne allerdings verständlich.

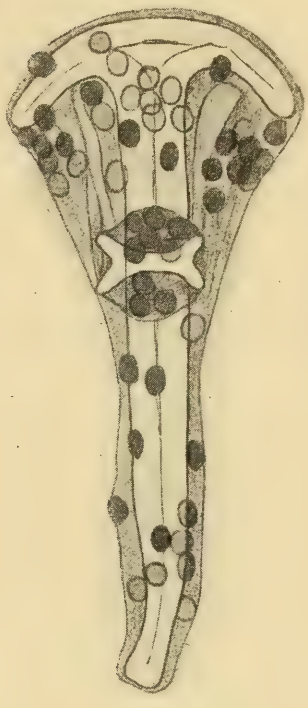


Fig. 0.
Anker und Plattenprimärkreuz von *Leptosynapta inhaerens* in dem gemeinsamen Syncytium der Bildungszellen. Nach Woodland, 1907, 7; tab. 29 fig. 18. 800 : 1.

Auf die Bildung des besonderen Plasmaklumpens für die Plattenanlage läßt sich jedenfalls die Tat-

sache zurückführen, daß das Plattenprimärstäbchen immer etwa in der Mitte des Ankerschaftes angelegt wird. Leider ist das, worauf wir zurückführen, die Lokalisation der Kerngruppe, selbst unverständlich.

Während der späteren Stadien der Plattenbildung trennen sich dann die beiden Teile der gesamten Plasmamenge immer mehr voneinander ab. Es hängt das, wie Woodland vermutet, mit der früher besprochenen Divergenz von Anker und Plattenebene zusammen. „the syncytia of the anchor and of the plate in fact alone remain continuous at the joint formed between the handle of the anchor and the base of the plate" (l. c., p. 489). Dort bleibt die Verbindung bestehen und trägt wahrscheinlich zu der Fixierung des Drehungspunktes des Ankers auf der Platte bei.

In Anbetracht dieser Tatsachen reduziert sich das obige Problem auf dasjenige, das uns zuerst beschäftigte. Wenn der Ankerschaft durch dasselbe Syncytium verläuft, so ist seine Beeinflussung des Plattenprimärkreuzes offenbar von derselben Art wie der Einfluß jener feinen Epidermisfalten auf die Anlage des Ankerstäbchens selbst. Trotzdem ist dieser neue Fall von Richtungsbeeinflussung insofern noch lehrreicher, als bei ihm die Möglichkeit einer grobmechanischen Erklärung vollkommen fehlt. Die Epidermisfalten waren immerhin Gebilde, die auftreten und verschwinden, die in Bewegung sind und eventuell während ihres Entstehens ein kleines Kalkstückchen fassen und passiv in seiner Lage beeinflussen könnten. Diese Möglichkeit ist zwar, wie wir sahen, sehr unwahrscheinlich, aber es ist doch von Nutzen, sich deutlich zu machen, daß sie bei dem toten Kalkgebilde, bei dem Ankerschaft, überhaupt ausgeschlossen ist. Wenn wir hier eine grobmechanische Erklärung suchten, so müßten wir immerhin schon die hydrodynamischen Spannungsverhältnisse zu Hilfe nehmen. Und diese würden es wieder sehr dunkel lassen, weshalb bei der einen Art das Plattenstäbchen durch diese Einflüsse quer, bei anderen längs gedreht wird.

Die weitere Analyse anderer Beobachtungen wird uns aber mehr fördern als eine durch keine Tatsachen gestützte mechanische Fiktion über die mögliche Art der richtenden Wirkung, den der Ankerschaft ausübt. Bedenken wir zunächst, daß sich das Primärstäbchen gabelt und dadurch vier Enden bekommt, die an sich keine Verschiedenheiten aufweisen. Trotzdem geschieht an den 4 Enden

nachher nicht dasselbe. Normalerweise treten die Symmetriehörner zuerst an 2 „ungleichnamigen“ Enden auf — wenigstens bei den Platten nach dem Typus (1) der *Leptosynapta bergensis*. Aber auch, wenn sich die im 3. Abschnitt beschriebenen korrelativen Verhältnisse offenbaren, treten immer zunächst nur 2 Symmetriehörner auf (vgl. Fig. K, N und die nebenstehende Fig. P) und zwar, wie wir sahen, immer an 2 Enden, deren Verbindungslinie der Längsachse des Tieres parallel läuft. Ferner ist zu beachten, daß die ersten primären Symmetriehörner sich etwas gegeneinander wenden („innere“ Symmetriehörner sind), wogegen sich normalerweise die äußeren Gabeläste derselben Primärkreuzenden (sekundäre Symmetriehörner) erst eine Kleinigkeit später zeigen. Wir dachten schon daran (vgl. oben S. 63), die Richtung der ersten, d. h. der inneren Symmetriehörner und die dadurch erfolgte erste Andeutung der Längsstreckung der Platte in Beziehung zu setzen mit den Querfalten der Körperwand, die ein entsprechendes Auswachsen in die Breite hinderten. Aber diese einfach mechanische Überlegung würde uns auch an dieser Stelle auf falsche Fährte führen; denn kurz nachher beweist das Auftreten der sekundären, äußeren Symmetriehörner, daß durchaus keine mechanische Unmöglichkeit vorliegt, gegen die Querfalten hin Fortsätze zu treiben. Das bestätigt sich später durch weitere in Querrichtung abgehende Äste des Kalkkörpers. Allerhöchstens könnte durch seitlichen Druck die Bildung der äußeren Symmetriehörner etwas gehemmt und verspätet werden. Ich glaube aber, daß es sich auch in diesem Falle weniger um eine direkte Bewirkung als vielmehr um eine Auslösung handelt, die dann allerdings durch irgendwelche äußere Reize vermittelt werden muß. Daß orientierende Momente vor-

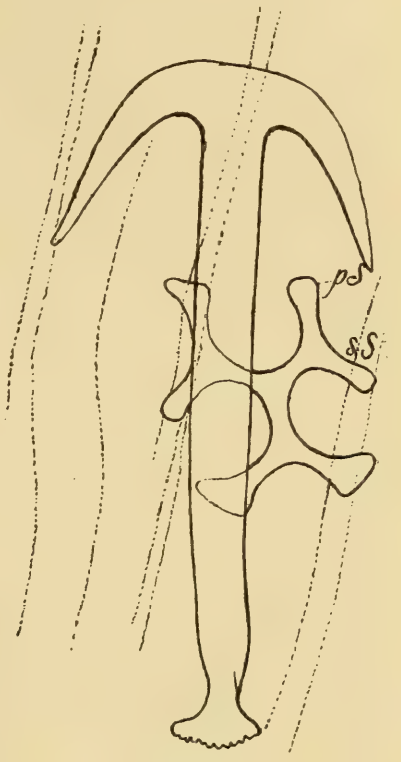


Fig. P.

Anker- und Plattenentwicklungsstadium. Das Primärkreuz ist gegenüber der Normallage um 90° gedreht. Trotzdem sind die primären Symmetriehörner (*pS*) auch jetzt dem Ankerbogen zugekehrt. *sS* sekundäre Symmetriehörner. *Leptosynapta bergensis*. 180 : 1.

handen sein müssen, geht ja auch deutlich aus der Korrelation hervor. Wenn in normaler Lage (bei weiterer Gabelung eines der 4 Primärkreuzenden) der linke Ast zum voraneilenden inneren Symmetriehorn wird, so kann bei Drehung des Kreuzes um 90° die Sache gerade umgekehrt werden: nun wird das linke Ende zum kleineren äußeren Horn, und der rechte Gabelast eilt in der Entwicklung voran. Es müssen hier natürlich orientierende Reize vorhanden gewesen sein, die trotz der veränderten Lage die richtige Ausbildung auslösten.

Und wenn wir uns nun fragen, woher können diese Reize gekommen sein, so müssen wir wiederum zwei Quellen anführen, die wir schon oben anzunehmen genötigt waren. In dem normalen Falle, in dem die Platte mit einem Anker assoziiert ist, könnte die Bestimmung der Richtung der größeren Hörner vielleicht von dem gerichteten Ankerschaft (oder dem Bogen) ausgehen. Es ist mir auch wahrscheinlich, daß dessen schon oben erörterter richtender Einfluß tatsächlich vorhanden ist. Manche Stadien scheinen direkt einen wachstumfördernden Einfluß in der Nähe des Ankerschaftes oder -bogens zu beweisen: bei etwas schief liegenden Primärkreuzen findet man nicht selten den dem Ankerschaft genäherten Ast erheblich verstärkt (vgl. Fig. Q a und b). Andere auch nicht seltene Fälle, in denen gerade ein dem Ankerschaft entfernt liegender Ast verstärkt ist, sprechen allerdings gegen diese Deutung und schieben diese Vor-

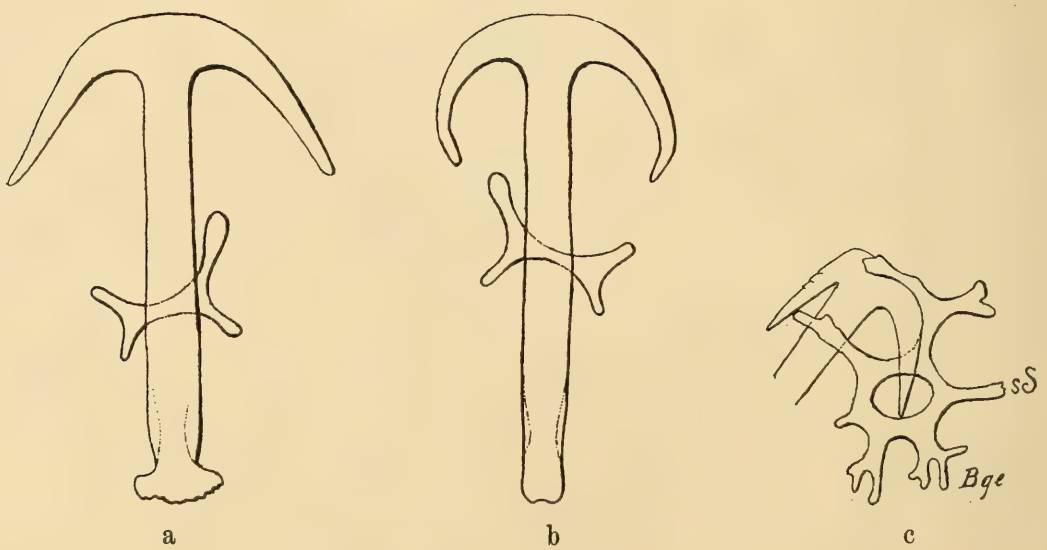


Fig. Q.

Die Primärkreuze liegen etwas schief, und das dem Ankerbogen und -schaft genäherte Ende ist dabei vergrößert worden. Bei c scheinen zwei obere Fortsätze der Platte durch den anormal liegenden Bogen beeinflußt zu sein. *Bge* Bügelende. *sS* sekundäres Symmetriehorn. (*Leptosynapta bergensis.*) 180 : 1.

kommnisse in das Reich der zufälligen, d. h. unkontrollierbaren Unregelmäßigkeiten. Andererseits zeigen aber die sich selbständig entwickelnden Platten in normaler wie in der gedrehten Lage, daß der Einfluß des Ankers nicht unbedingt notwendig ist. Es liegt hier ähnlich wie in der Frage nach der Lagerung des Plattenprimärstäbchens. Auch in unserem Falle werden wahrscheinlich die durch die feinen oder großen Querfalten der Körperwand gesetzten Reize den Anker unterstützen und bei den isolierten Platten vertreten können. Bis hierhin erweisen sich also — gleichgültig, woher die orientierenden Reize kommen — die Schwierigkeiten im wesentlichen von derselben Art, wie in den oben diskutierten Fällen.

Neben der Frage: warum liegen die großen Symmetriehörner immer in der Längsrichtung des Tieres, steht aber die selbständige neue Frage: Wie kommt es, daß die Symmetriehörner immer nur an 2 und zwar an 2 benachbarten Enden des Primärkreuzes gebildet werden?

Betrachten wir zunächst den normalen Fall, d. h. denjenigen, in dem die sich bildende Platte bei einem zugehörigen Anker liegt. In diesem Falle werden unbekümmert um die Längs- oder Querlage des Primärkreuzes die Symmetriehörner an diejenigen Enden angesetzt, die dem Ankerbogen zugekehrt sind. Man wird infolgedessen schnell mit der Vermutung bei der Hand sein, daß der Bogenteil des Ankers den auslösenden Reiz dafür abgibt, daß die Hörner immer ihm zugekehrt sind. Man könnte denken, daß das Syncytium an dem Bogenende auseinandergespannt würde und daß dadurch Spannungen in dem Syncytium aufträten, die die dem Bogen benachbarten Primärkreuzenden wegen ihrer Lage zu stärkerer Bildung reizten. Aber in Wirklichkeit liegt die Sache erheblich verwickelter, obwohl man schon aus dieser Vermutung erkennen kann, daß eine ganz einfache grobmechanische Fiktion in diesem Falle zur Erklärung keinesfalls ausreicht. Die beobachteten tatsächlichen Verhältnisse erschweren aber die Sache noch mehr. In Wirklichkeit reicht die Plasmamenge bei der allmählichen Größenzunahme von Anker und Platte nicht mehr aus, um einen großen Tropfen zu bilden, in dem nun beide Spicula eingebettet lägen. Vielmehr umhüllt das Plasma später die Kalkkörper nur noch in ziemlich dünner Schicht. Zwischen Ankerbogen und Haut, wo sich natürlich bei der Ausbildung der Ankerarme zuerst eine Art Plasmahaut ausdehnen muß, bilden sich später 2 große Lücken aus, so daß das Plasma den Anker auch an den Seiten

nur noch in dünner Schicht umkleidet und außerdem nur noch 2 Plasmastränge von den Ankerspitzen zur Handhabe als Rest der Haut erhalten bleiben (vgl. Woodland, 1907, 7, tab. 29 u. 30 fig. 18 u. 20—23, sowie p. 489, 490 u. 497). Ebenso liegt auch das ausgewachsene Primärkreuz der Platte nicht mehr in einem rundlichen Protoplasmatropfen, sondern das Plasma hat sich um die beiden gegabelten Enden der Plattenanlage zu einer dünnen umhüllenden Membran ausgezogen. Die Sache liegt also in Wirklichkeit so: wenn der Ankerbogen auf die beiden ihm benachbarten Enden des Primärkreuzes wirken soll, so muß der Reiz, der von ihm ausgeht, am Ankerschaft vorbei an die Stelle gelangen, wo das Primärstäbchen der Plattenanlage liegt und wo Anker- und Plattenteil des Syncytiums immer noch zusammenhängen. Hier kann der Reiz dann in das Plattenplasma übergehen und muß sich durch den feinen Überzug kalkbildenden Plasmas bis zu seinem Wirkungsort fortpflanzen. Nun ist aber zu bedenken, daß der Weg von der Zusammenhangsstelle der Plasmamassen bis zu den beiden der Handhabe zugewendeten Seiten des Primärkreuzes durchaus nicht weiter ist als bis zu den dem Anker benachbarten Enden. Es ist somit gar nicht einzusehen, warum der morphogene Reiz, der von dem Anker ausgeht, nur an 2 freien Enden wirkt. Man könnte nun natürlich annehmen, daß sich in der umhüllenden Protoplasmaschicht des einen Endenpaares Strukturen fänden, die die Reizleitung dorthin förderten bzw. hemmten. Aber eine solche Annahme würde das Problem doch wenigstens zum Teil nur verschieben, denn man könnte ihr gegenüber mit der Frage nachrücken: woher kommt denn die Verschiedenheit der fördernden oder hemmenden Differenzierung?

Man erkennt unschwer, daß hier ein Problem auftaucht, das Driesch zuerst gesehen hat. Es ist das Problem der Möglichkeit von Differenzierung in einem „harmonisch äquipotentiellen System“ (vgl. Driesch, 1899, Abschnitt 3, p. 68 ff.; 1901, p. 170 bis 182; 1904, p. 115 und 116; 1909, Vol. 1, p. 119—150, 157). Die vier freien Enden des Plattenprimärkreuzes bilden in der Tat nachweislich ein solches System: jedes Ende der Platte kann je nach den Umständen die spätere normale Leistung eines anderen Endes übernehmen. Der Inbegriff der an jedem Ende möglichen Prozesse ist weiter als derjenige der wirklich stattfindenden morphogenen Vorgänge. Mit Driesch gesprochen: die prospektive Potenz ist größer als die

prospektive Bedeutung. Man darf an der Anwendung des Wortes „prospektive Potenz“ bei den toten Kalkkörpern keinen Anstoß nehmen; denn der Ausdruck bezieht sich natürlich auf die an den Kalkkörpern möglichen Prozesse.

Auch liegt in unserem Falle die Sache nicht so, daß man darin einen Beweis oder ein Indizium für den Vitalismus sehen könnte. Denn es ist zwar aus den vorliegenden Tatsachen nicht ersichtlich, wie der Ankerbogen die ihm zugewendeten Primärkreuzenden allein beeinflussen soll, indessen ist eine solche Beeinflussung doch sehr wohl denkbar. Die Wendung, die der Reiz auf seinem Wege zu den vorderen Fortsätzen zu machen hat, könnte einen gewissen Einfluß ausüben oder ähnliche unbekannte Verhältnisse in Betracht kommen. Es hat natürlich kein Interesse, solche Möglichkeiten weiter auszuführen, denn sie sind vor der Hand reine Fiktionen.

Nun ist aber ferner zu bedenken, welcher Art denn der vom Ankerbogen zu den Primärkreuzenden gehende Reiz sein kann. Sicherlich muß dieser Reiz fähig sein sich auszubreiten; denn es findet eine Vermittlung vom Bogenende zum Plattenkreuz hin statt. Mechanische Einflüsse, Spannung, Zug und dergleichen, können sich beim Vorhandensein vermittelnder Teile übertragen, aber wir fanden es schon oben unwahrscheinlich, daß derartige grobe Verhältnisse im Spiel sind. Es könnte sich ferner um einen chemischen Einfluß handeln, der keine Schwierigkeit hätte sich in dem Plasma auszubreiten. Aber ein solcher chemischer Einfluß (etwa eine Substanz, die sich am Bogenende bildete) würde andrerseits der Erklärung besonders große Schwierigkeiten machen. Denn eine solche Substanz würde sich in dem Syncytium gleichmäßig ausbreiten, und es wäre dabei in der Tat kaum zu erklären, warum sie eine lokalisierte und keine allgemeine Wirkung ausübte. Dazu kommt, daß es schwer begreiflich ist, warum bei der Anlage des Ankerbogens eine besondere chemische Substanz gebildet werden sollte. Die Ablagerung von Kalk ist am Ankerbogen dieselbe wie an anderen Teilen der Kalkkörper, und wenn am Bogen besondere Substanzen gebildet würden, so wäre wahrscheinlich Ähnliches für andere Teile anzunehmen. Wenn aber jeder besondere Formteil eines Kalkgebildes eine besondere chemische Substanz entstehen ließe, so müßte der Gesamtreiz, der vom Anker ausginge, sozusagen ein Gemisch verschiedener chemischer Substanzen darstellen; diese Substanzen würden sich bei ihrer Ausbreitung mengen, und es wäre kaum vorzustellen, wie trotz einer solchen durcheinandergehenden

Mischung der Reiz des Ankerbogens sozusagen als etwas Besonderes an besonderen Stellen individuell wirken könnte. Diese Erklärungsmöglichkeit scheint mir also deutlich die Spuren einer künstlichen Erfindung ad hoc aufzuweisen und keine wirkliche Erklärung darzustellen.

Exkurs über eine eventuelle Polarität des skeletogenen Plasmas und Kritik dieser Hypothese.

Angesichts der offenbaren Unzulänglichkeit solcher Vorstellungen ist man versucht, einmal einen ganz anderen Weg einzuschlagen, um die Schwierigkeit zu umgehen. Wir könnten die dem Korrelationstheoretiker naheliegende Frage aufwerfen, ob die Abhängigkeit von Bogen und Symmetriehörnern überhaupt eine direkte ursächliche Verkettung dieser Gebilde wirklich beweist und ob nicht vielmehr hinter dem augenfälligen Schein ein gemeinsames Drittes steckt, das seinerseits sowohl die Ankerorientierung wie die Lokalisation der Symmetriehörner bedingt. Damit wäre eine direkte Wirkung des Bogens auf die Symmetriehörner überflüssig, die Korrelation von Anker und Platte wäre Pseudokorrelation, und die ganzen Schwierigkeiten scheinen wegzufallen.

Dieses verborgene Dritte, das von sich aus die Lokalisation von Ankerbogen und Symmetriehörnern bedingte, kann man sich als eine Polarisation des Plasmas in dem Anker-Plattensyncytium denken. Man könnte annehmen, daß sich in Orientierung zu den Fältchen der Epidermis, mit der das Syncytium ja eng zusammenhängt, im skeletbildenden Plasma eine Polarität herausbildete, und könnte sich diese Polarität etwa durch ein Gefälle irgendwelcher Art, etwa in dem Mengenverhältnis bestimmter Substanzen oder ähnlich vorstellen. Die Richtung dieser Polarität müßte mit der Querrichtung der Körperwand zusammenfallen. Diese Lage würde freilich schon eine ganz ähnliche Orientierung zu den Epidermisfältchen voraussetzen, wie wir sie oben für die Anlage von Anker- und Plattenprimärstäbchen annahmen, aber das brauchte noch nicht gegen die Annahme zu sprechen, denn um diese rätselhafte Orientierungsfähigkeit des Plasmas kommen wir doch einmal nicht herum.

Ankerstäbchen und Plattenstäbchen könnten dann in ihrer Lage anstatt unmittelbar durch orientierende Strukturen, die auf das Syncytium wirkten, einfach nach der nun einmal vorhandenen polaren

Verschiedenheit angelegt werden. Man müßte sich vorstellen, daß in dem polarisierten Protoplasma ein freies Kalkstäbchen nur in Richtung größten Gefälles oder in einer Richtung gar keines Gefälles möglich wäre. So würden denn Anker und Plattenprimärstäbchen sich bilden können.

Die Polarität kann jedoch nicht erklären, warum aus dem einen Stäbchen ein Anker und aus dem anderen eine Platte wird. Wenn die Entscheidung darüber in der Polarität läge, so müßte ein um 90° gedrehtes Plattenprimärkreuz zum Anker werden, was, wie wir sahen, nicht der Fall ist. An den Enden eines gedrehten Primärstäbchens müssen, soweit die Polarität in Betracht kommt, ganz ähnliche Bedingungen herrschen wie an den Enden eines gleichlangen ebenso gelagerten Ankerstäbchens. Wenn hier trotzdem Verschiedenes entsteht, so ist deutlich, daß die Polaritätsannahme hier nicht ausreicht und daß die Entscheidung in diesem Falle durch andere Momente gegeben werden muß. Welches diese anderen Umstände sind, soll uns später beschäftigen.

Dagegen könnten von der Polarität aus die auslösenden Bedingungen dafür gegeben werden, daß an dem einen Ende des langen Ankerstabes ein Bogen, an dem anderen Ende dagegen eine Handhabe entsteht; denn entsprechend der Polaritätsannahme wird an dem einen Ende ein anderer Protoplasmazustand oder wenigstens andere Bedingungen herrschen als an dem anderen. Und diese Verschiedenheit der Bedingungen könnte eben die Auslösung der verschiedenen morphogenen Prozesse bedingen, die zur Bogen- bzw. Bügelendbildung führen.

Vortreffliche Dienste würde die Polaritätshypothese auch zur Erklärung des Auftretens der Symmetriehörner tun. Wenn das Plasma des Syncytiums polar orientiert ist, so werden an dem einen Paar der Primärkreuzenden andere Bedingungen herrschen als an dem anderen Paar, so daß wiederum eine Verschiedenheit herrschte, die als Auslösung der verschiedenen Leistungen in Betracht kommen könnte. Auch würde ohne weiteres deutlich werden, daß nach Drehung des Primärkreuzes trotzdem die Symmetriehörner an den Enden auftreten müssen, an denen sie nach unseren Beobachtungen wirklich auftreten; denn die durch die Polarität bedingte Verschiedenheit würde dann die 4 Primärkreuzenden in 2 andere Paare sondern. Das Bleiben der polaren Organisation des Plasmas trotz Drehung des Primär-

kreuzes würde in diesem Falle tatsächlich die Festlegung der Symmetrieebene des Primärkreuzes in Querrichtung des Körpers hinreichend verständlich machen.

Auch für die Auslösungen an anderen Stellen als an den 4 Enden des Primärkreuzes könnte man die Polarität mit Vorteil heranziehen. Wenn man z. B. nicht eine einfache Polarisierung der letzten Plasmateile annähme, sondern ein Gefälle irgendeiner Art von dem einen Ende des spiculabildenden Syncytiums zum anderen, so würde sozusagen jedem Breitengrade in dem Syncytium ein Zustand entsprechen, der als auslösender Reiz fungieren könnte. Die verschiedenen Kalkenden eines späteren Entwicklungsstadiums liegen nun in bezug auf unsere Polarität in verschiedenen „Breiten" und könnten dementsprechend zu ihren verschiedenen Leistungen angeregt werden. Diese Betrachtung ließe sich leicht für die Bildung von Bügel- und freiem Ende der Platte durchführen.

Trotzdem hat die Polaritätshypothese große Schwächen. Einige derselben wurden schon oben erwähnt. Vor allem kommt aber in dieser Richtung noch folgendes in Betracht.

Die Polaritätshypothese für sich genommen kann nicht erklären, warum an verschiedenen Kalkstäbchen, die in derselben „Breite" liegen, trotzdem Verschiedenes gebildet wird. Wenn die zahlreichen Kalkstäbchen, die bei der Entstehung eines Bügelendes zuerst auftreten, alle dasselbe entstehen ließen, so wäre nicht begreiflich, daß das Bügelende in der Mitte viel länger wird als am Rand.

Dazu kommt, daß sicherlich Schwankungen in der Lage des Primärkreuzes wie auch späterer Fortsätze stattfinden, man findet z. B. das Primärstäbchen manchmal dem Bogenende des Ankers mehr genähert als in anderen Fällen. Nach der Polarisationshypothese wäre es nicht ohne weiteres verständlich, daß solche kleine Schwankungen nicht die auslösenden Reize und damit den ganzen Bau änderten. Eine Verschiebung eines Stäbchens in eine andere Breite ändert aber in Wirklichkeit nichts an der Weiterbildung dieses Stäbchens.

Weiterhin würde die Polaritätsannahme denjenigen Merkmalen gegenüber versagen, die Anker und Platte zu einem dreidimensional differenzierten Gebilde machen. Ankerbogen und Ankerwulst erheben sich aus der Ebene des Schaftes, und dasselbe gilt für andere Teile, auch von der Platte. Der Bügel der Platte wird immer nach einer Richtung senkrecht von der Platten-

ebene angelegt, und es gibt Ankerplatten mit nach außen zu konkavem freiem Ende, die zudem an ihren Lochrändern Zähnchen tragen, die in ganz gesetzmäßiger Weise nach zwei verschiedenen Seiten aus der Plattenebene herausgerichtet sind (Fig. Da).

Um diese Verhältnisse zu erklären, müßte man zu der besprochenen Polarität des Syncytiums noch eine ähnliche Polarität in der Richtung: äußere Haut—Leibeshöhle annehmen, wodurch die Hypothese schon wesentlich kompliziert würde.

Aber auch diese komplizierende Hilfsannahme würde die Polaritätshypothese noch nicht vollkommen machen können. Sie versagt auch dann noch durchaus gegenüber den in Fig. H dargestellten Stadien. Unbekümmert um die Polarität entsteht zuweilen ein doppeltes Bogen- oder Handhabenende an einem Anker. Man könnte demgegenüber vielleicht noch mit der Annahme kommen, daß die beiden gegabelten Ankerenden von Fig. Ha u. b an dem einen Ende des Syncytiums doch ungefähr denselben Bedingungen ausgesetzt wären und daher beide von demselben Polarisationseinfluß zur Handhabenbildung bestimmt würden. Aber diese Annahme versagt völlig bei den anderen in Fig. H abgebildeten Stadien. Hier entstehen Ankerbogen und freie Plattenenden an fast diametral gegenüberliegenden Stellen. Bei Fig. Hf kann man noch einwenden, daß der eine Teil des Gesamtsyncytiums vielleicht erst später hinzukam, daß eine Verschmelzung zweier Syncytien stattgefunden haben könnte und daß nun entsprechend der Lage der Anker in beiden Syncytien entgegengesetzte Polarität herrschte und beibehalten wurde. Bei Fig. Hc, d, e ist dieser Ausweg aber nicht gangbar. Allerhöchstens könnte man hier daran denken, die Polaritätsrichtung verliefe in Richtung des unpaaren Handhabenendes des Ankers und die beiden Bogenenden reichten immer noch etwas in diejenige Sphäre des polarisierten Plasmas, in dem Bogenbildung ausgelöst wird. Aber auch dieser an sich schon recht gewagte Ausweg kann noch weiter verschlossen werden; denn wir fanden es wahrscheinlich, daß z. B. Stadium d nicht durch Vergabelung eines einfach angelegten Handhabenendes entstanden ist — wie es sein müßte, wenn die Polarität in Richtung des unpaaren Handhabenendes liegen sollte —, sondern dadurch, daß zunächst ein Bogenteil des Schaftes angelegt wurde und daß dieser sich dann in ein Handhaben- und ein Bogenende gabelte. Die ursprüngliche Polarisation fällt also, wie auch die orientierenden Hautfalten anzeigen, mit einem der Bogenschäfte zusammen und das zweite Bogenende entsteht tatsäch-

lich an einer Stelle, wo nach der Polarisationshypothese unbedingt ein Handhabenende erwartet werden müßte!

Noch deutlicher zeigt sich die Unzulänglichkeit der Polaritätsannahme an Stadium Hb. In diesem Präparat sind zahlreiche (6) anormale kleine Bogenenden in ganz verschiedener Größe und Richtung ausgebildet. Aber davon abgesehen finden wir auf den einzelnen Bogen kleine Zähnchen, die nun trotz der ganz total verschiedenen Lage in bezug auf die Polarität des Plasmas alle gesetzmäßig wie unter normalen Verhältnissen auf der konvexen Seite der Bogen aufsitzen und ihre Spitzen von der Spitze der sie tragenden Bogen abwenden. Hier zeigt sich mit großer Sicherheit die Unzulänglichkeit der besprochenen Theorie und die Notwendigkeit, eine auslösende Wirkung der Gestalt in irgendeiner Form anzunehmen.

Ein Indizium für die Unzulänglichkeit der Polaritätshypothese darf man wohl auch in den protoplasmatischen Verhältnissen selbst erblicken. Die Polarität müßte im Plasma schon bei der Ankerbildung vorhanden sein. Nun ist es jedenfalls seltsam, daß bei der Wanderung einer Reihe von Kernen vor Beginn der Plattenbildung keine Polaritätsstörung auftritt. Jedenfalls müßte hier eine neue Hilfsannahme eingeführt werden.

Außerdem ist es gut sich deutlich zu machen, daß die Polaritätsannahme auch dort, wo sie am besten zu stimmen scheint, etwa bei der Lokalisation der primären Symmetriehörner, immer doch nur eine Erklärung für die Verschiedenheit der Auslösung gibt. Sie könnte allenfalls deutlich machen, daß an einem Paar der Primäräste etwas anderes geschehen kann als an einem anderen, aber sie erklärt nicht im geringsten, warum nun dort gerade das geschieht, was normalerweise geschehen muß. Die betreffenden Polarisationszustände müßten mit ganz bestimmten morphogenen Leistungen verknüpft sein, es muß zwischen den auslösenden Bedingungen und den ausgelösten Leistungen eine „Kausalharmonie“ bestehen (Driesch 1909, Vol. 1, p. 109). Man kann natürlich annehmen, daß eine solche Harmonie tatsächlich vorhanden ist, aber jedenfalls läßt uns die Hypothese der Polarität eine solche Harmonie als etwas Seltsames erscheinen, während wir hoffen, daß nach den von uns später entwickelten Vorstellungen diese Kausalharmonie sich als etwas Natürliches ergeben wird, das in der Wesensverwandtschaft der auslösenden und ausgelösten Prozesse seinen Grund hat.

Zusammenfassend können wir daher über eine Polaritätsannahme sagen, daß sie für einige Prozesse, besonders für die normale und korrelative Anlage der Symmetriehörner, gut die auslösenden Momente darbieten könnte, daß sie aber an nicht wenigen Punkten zweifellos versagt und deshalb sicher nicht den Boden für ein vollständiges Verständnis der Auslösungen, geschweige der Formbildungen selbst darbieten kann. Da die Hypothese eine einheitliche Auffassung aller Auslösungen unter keinen Umständen gestattet, so haben wir sie nach dieser Betrachtung im Folgenden beiseite gelassen — obwohl sie möglicherweise eine beschränkte Gültigkeit haben könnte und obwohl eine solche beschränkte Bedeutung mit den von uns weiter unten entwickelten Vorstellungen sehr wohl zu vereinigen wäre. Denn auch wir können Querfältchen der Epidermis oder etwas Ähnliches für die ersten orientierenden Reize nicht entbehren und haben keinen direkten Grund zu bestreiten, daß nach diesen ersten orientierenden Reizen erst einmal eine Polarität des skeletogenen Plasmas erzeugt wird und daß diese dann noch etwas länger während der Entwicklung als orientierendes Mittel von Einfluß ist. Die Unzulänglichkeit der Polaritätsannahme wirft ja ein etwas ungünstiges Licht auch auf ihre Anwendung in denjenigen Fällen, in denen sie genügende Erklärung darzubieten scheint. Festzuhalten bleibt vor allem, daß auch, wenn die — natürlich ganz hypothetische — Annahme einer Polarität des Plasmas richtig wäre, sie doch sicherlich nur einige Verschiedenheiten in den Bedingungen gäbe, die ev. als Auslösungen in Betracht kommen könnten, daß sie aber nicht nur in bezug auf die Auslösungen nicht allgemeine Gültigkeit beanspruchen kann, sondern vor allem auch nichts zum Verständnis der eigentlichen Formreaktionen und der Kausalharmonie von auslösenden Reizen und Reaktionen beiträgt.

Die Mitwirkung von Gestaltreizen der schon gebildeten Teile bei der Formbildung der noch zu bildenden.

Es bliebe aber eine weitere Möglichkeit. Die Tatsache, daß der Reiz des Bogens fortgeleitet werden muß bis an die Enden des Plattenkreuzes, und zwar durch ziemlich dünne Protoplasmalamellen, erinnert, wie mir scheint, an die nervöse Leitung der Reize. Sicherlich würde auch die verfeinerte Form der Auslösung, wie sie durch nervöse Reize stattfinden kann, mit den Verhältnissen in unserem Falle in

bestem Einklang sein. Auch unter diesem Gesichtspunkt müssen wir aber noch einmal auf die Spezifität des vom Bogen ausgehenden Reizes zu sprechen kommen. Chemisch, als kohlensaurer Kalk, kann der tote Ankerbogen nicht anders wirken als auch der Schaft des Ankers und seine Handhabe usw. Welche Form von Reizen kann überhaupt das tote Gebilde dem umgebenden Plasma mitteilen, wenn wir von der oben diskutierten Hypothese von der Erzeugung komplizierter chemischer Gemische absehen? Offenbar kann es sich nur um etwas Ähnliches („ähnlich" im weitesten Sinne genommen) handeln, als dasjenige, was wir bei höheren Tieren als „Tastreize durch eine bestimmte Form" bezeichnen würden. Wenn der Ankerbogen spezifisch, d. h. in einer anderen Weise wirkt, als etwa der Ankerschaft, so kann höchstwahrscheinlich nur die einzige Besonderheit, die er aufweist, nämlich seine Form, dafür verantwortlich gemacht werden. Wir vermuten also, daß es der vom Ankerbogen dem Plasma dargebotene und fortgeleitete Formreiz [1]) ist, der die bestimmende Wirkung auf die Primärkreuzenden ausübt. Daß dieser Formreiz als individuelles Ganzes fortgeleitet werden kann, ohne daß sich seine Einzelheiten verwirren, ist eine dunkle Tatsache. Aber wir werden später sehen, daß auch dieser Zug die Ähnlichkeit unseres Phänomens mit besonderen nervösen Prozessen nur bestätigt.

Wir kehren nunmehr zu der fortlaufenden Betrachtung der Daten zurück, von der wir bei der Besprechung der Polaritätshypothese vorausgreifend abweichen mußten, und gehen zunächst zur

---

1) Es mag gleich an dieser Stelle scharf betont werden, daß wir die Frage, ob es später gelingen wird die Gestaltreize weiter zu analysieren, offen lassen. Wir behaupten durchaus nicht a priori, daß es nicht vielleicht gelingen könnte, die Wirkung einer Gestalt durch Wirkung der zugrundeliegenden Einzelheiten oder sonstwie physikalisch chemisch verständlich zu machen. Wir wollen lediglich versuchen die Gestaltreize als eine Art Hilfsunbekannte einzuführen, in dem Sinne unserer Bemerkungen am Schluß des einleitenden Teiles (S. 17). Wir glauben hier einen Begriff aufzunehmen, der zwar vor der Hand unzurückführbar (und insofern unbekannt) ist, auf den sich aber vieles zurückführen läßt und der deshalb großen Erklärungswert besitzt. Auch darf man nicht vergessen, daß eine „Unbekannte" (im Sinne von etwas Irreduziblem) trotzdem sehr häufig auftauchen und, durch eine große Zahl von Tatsachen sicher fundiert, uns wohl vertraut und in diesem Sinne gut „bekannt" sein kann.

Behandlung des Falles über, in dem sich die Platte selbständig entwickelt und auch die Symmetriehörner in normaler Weise angelegt werden. Wir sahen schon, welche Momente in diesem Falle als auslösende Reize für die Längsausdehnung der Plattenanlage wahrscheinlich in Betracht kommen.

Aber damit ist noch keine Entscheidung darüber getroffen, an welchem der beiden Endenpaare (deren Verbindungslinie der Körperachse parallel läuft) die ersten Symmetriehörner auftreten. Dies scheint nun auch bei den sich selbständig entwickelnden Platten Sache des Zufalls zu sein. Ebenso wie der Anker mit seinem Bogen nach der einen oder anderen Seite weisen kann, so kann auch die selbständig entstehende Platte bald an der einen bald an der anderen Seite ihr freies Ende und die erste Andeutung davon in den Symmetriehörnern aufweisen. Ist dagegen die Platte mit einem Anker assoziiert, so ist mit der Lage des Ankerbogens auch die Lage des freien Plattenendes fest bestimmt.

Aber wenn die Entscheidung über diesen Punkt auch Sache des Zufalls ist, so bleiben doch einige Fragen. Warum bilden sich z. B. nicht an allen 4 Enden des Primärkreuzes dieselben Symmetriehörner? Diese schon oben angeschnittene Frage ist für die sich selbständig entwickelnden Plattenprimärkreuze besonders schwer zu lösen, denn hier fehlt das orientierende Element: der Ankerbogen. Und weiter: wenn sich einerseits zeigt, daß die Symmetriehörner in beiden Querrichtungen des Tieres sich an das Primärkreuz ansetzen können, warum kommt es dann nicht vor, daß 2 diametral gegenüberliegende Enden ein Symmetriehorn bekommen oder daß 3 Enden einen solchen Fortsatz erhalten?

An Materialmangel kann die Beschränkung auf 2 Enden nicht liegen; denn einerseits könnte dann der Fall eintreten, das 2 diametral gegenüberliegende Enden ein Symmetriehorn erhielten, und zweitens wächst die Plattenanlage etwas später ja an viel zahlreicheren Enden.

Ich vermag mir — wenn wir die schon oben diskutierte Annahme einer Polarität des skeletogenen Plasmas beiseite lassen — eine einigermaßen befriedigende Erklärung für diese Tatsachen nur an der Hand der Vorstellungen zu bilden, die wir uns oben von der Ankerbogenwirkung gemacht haben. Ich denke mir, daß zunächst an allen 4 Enden des Primärkreuzes schwache Bildungsprozesse

einsetzen und daß dann zufällig ein Ende einen Vorsprung gewinnt. Wie wir nun oben einen Formreiz durch die Gestalt des Ankerbogens annahmen, so glaube ich auch, daß die Form des Primärkreuzes selbst als Formreiz auf die an ihm selbst stattfindenden Formbildungsprozesse einwirkt. Man mag diese Annahme auf den ersten Blick seltsam finden, aber es ist im Grunde genommen genau dasselbe, was wir bei der Beeinflussung durch den Bogen annahmen. Denn der eine Teil eines und desselben Spiculaindividuums steht zu den anderen in ganz ähnlichen Beziehungen wie zu einem selbständigen Spiculum in demselben Syncytium. Damit werden wir zuerst auf die Möglichkeit aufmerksam, daß auch bei der Bildung einzelner Kalkkörper Korrelation eine große Rolle spielt. Das Neue wird in Korrelation mit dem schon vorhandenen Alten gebildet.

Wenn also in unserem besonderen Falle eines der 4 Enden des Plattenprimärkreuzes einen Vorsprung gewonnen hat, so muß dieser Vorsprung auf 2 von den übrigen Enden hemmend wirken, wogegen dasjenige Ende, dessen Verbindungslinie mit dem ersten Ende in der Längsrichtung liegt, dazu angeregt wird, mit dem ersten gleichen Schritt zu halten. Man könnte auch hier wieder an einen von dem vorangeschrittenen ersten Ende ausgehenden Reiz denken. Dieser Reiz könnte dann vielleicht an den beiden benachbarten Enden stärker wirken als an dem vierten Ende, das damit ausschalten könnte. Von den beiden nächstliegenden könnte dann vielleicht weiter dasjenige zum Schritthalten mit dem ersten bestimmt werden, welches außerdem von derselben Längsfalte des Körpers berührt wird. Aber man müßte sich dann fragen, wie kann darin, daß es dieselbe Falte ist, die die beiden Enden berührt, etwas Besonderes liegen? Und weiter ist auch zu berücksichtigen, daß es unwahrscheinlich ist, daß die Entfernung von dem einen vorangeschrittenen Ende ein direkt ausschlaggebendes Moment abgeben soll. Denn die beiden einem Ende benachbarten Enden, also das „gleichnamige“ und „ungleichnamige“, bieten recht verschiedene Entfernungen von demselben benachbarten Ende dar!

Es scheint mir deshalb vor der Hand unmöglich, die Analyse ohne die Hypothese einer Polarisierung des Plasmas und ohne die Annahme von auslösenden Gestaltreizen weiter zu treiben, und es ist wohl am geratensten, die vorliegenden Verhältnisse mit dem Begriff des Formreizes genau und einwandfrei zu beschreiben. Es muß

freilich in unserem Falle noch hinzukommen, daß dieser Formreiz an den verschiedenen Enden des Primärkreuzes in verschiedener Weise wirksam ist, was freilich nur dann möglich ist, wenn eines der Enden schon zufällig in der Entwicklung vorangeeilt ist. Dieses Problem wird weiter unten genauer verfolgt werden.

Fernerhin könnte man sich z. B. vorstellen, daß die Falten in der Körperwand von *Synapta* bald nach der einen, bald nach der anderen Seiten konvergierten und daß dadurch ein zwischen die Falten eingeklemmtes Primärkreuz immer nur an 2 Enden gepreßt und zur richtigen Anlage der Symmetriehörner gebracht würde.

Aber auch diese Vermutung halte ich nicht für richtig. Denn wenn sie richtig wäre, so müßte es zahlreichere Anormalitäten bei Platten geben. Wie oft müßte es vorkommen, daß die Falten, anstatt zu konvergieren, parallel liefen und dann alle 4 Enden reizten oder daß bei schiefer Lage des Kreuzes 2 diametral gegenüberliegende Enden zur Ausbildung der Symmetriehörner gereizt würden. In Wirklichkeit findet man aber derartige Anormalitäten nicht.

Wenn wir nun unser Augenmerk auf die Fig. Nd'—g' richten, so finden wir die soeben angestellten Betrachtungen bestätigt. Wir haben Platten vor uns, die sich ohne Anker weiter entwickeln und schließlich mehr oder weniger normale Form annehmen. Das, was wir oben von dem einen morphogenen Elementarprozeß gesagt haben, nämlich von der Anlage der Symmetriehörner, gilt in ganz entsprechender Form für viele der einzelnen Schritte, die aus der ersten Anlage die definitive Platte entstehen lassen. Man kann diese Annahme überflüssig finden und die Sache so darstellen, als ob Korrelation, zumal an den späteren Bildungsprozessen, keinen Anteil mehr hätte. Nach der Bildung der primären Symmetriehörner ist ja ein Gebilde entstanden, das für die weitere Ausbildung fast dieselben Ansatzpunkte darbietet, gleichgültig, ob das Primärkreuz parallel oder senkrecht zu der Körperachse liegt. Ja man könnte noch weitergehen und für das Primärkreuz selbst ähnlich argumentieren: ob das Primärkreuz so oder so liege, es werde immer 4 freie Enden darbieten. Die Lage des primären Stäbchens innerhalb dieser 4 freien Enden sei ganz nebensächlich. Äußere Faktoren und nicht das schon Gebildete bestimmten das, was noch hinzugebildet werden müsse. Aber das kann nicht völlig richtig sein; denn die dem Bogen zugekehrten Äste sind in den beiden Lagen des Primärkreuzes in Abstand und Richtung verschieden. Und wie kann das Verschiedene, was dementsprechend weiter entsteht, gerade so

werden, wie es werden muß, wenn das definitive Resultat erreicht werden soll? — Warum beginnen gewisse Gabelenden an dem einen Ende der Plattenanlage nach einer gewissen Zeit ein ganz anderes Schema der Verzweigung (nämlich zur Bildung des Bügelendes) anzunehmen, und warum hört nach einer fast genau festgelegten Zahl der Verzweigungen das Wachstum überhaupt auf? Diejenigen Gabeläste, die das Bügelende entstehen lassen (Fig. Nd'), weisen durchaus keine auffallenden Besonderheiten auf, und trotzdem entsteht dort und nirgendwo anders der besondere Wachstumsmodus. Andererseits ist wiederum deutlich, daß dieses besondere Ende nur an jener Stelle entstehen darf, wenn die normale Platte zustande kommen soll. In den Verhältnissen der Enden selbst kann nicht allein die Bestimmung über das, was an denselben gebildet wird, getroffen werden. Es muß vielmehr wiederum das, was gebildet wird, in Korrelation zu dem stehen, was schon im ganzen gebildet ist. Die schon erreichte Form — so können wir vorläufig sagen — muß als Reiz mitwirken und muß an bestimmten Stellen verschieden wirken, und zwar so, daß jeder Teil diejenige Reaktion ausführt, die zu der definitiven Form führt. Das ist eine für das Verständnis notwendige, wenn auch, wie wir bald sehen werden, noch keineswegs hinreichende Annahme.

Ein anderes Beispiel bietet die letzte Vergabelung der Äste des freien Plattenendes. Diese Vergabelung zeigt besondere Züge: sie findet unter sehr stumpfem Winkel statt und scheint der Abrundung des Plattenumrisses angepaßt zu sein. Das tritt besonders an den in Fig. M und in Fig. Ne, f und e', f' abgebildeten Entwicklungsstadien hervor. Weshalb verzweigen sich diese Äste in der besonderen Weise? Polarität, die bei der Orientierung der Bügelenden herangezogen wurde, kann hier keine Erklärung bieten; denn die betreffenden Enden liegen in bezug auf die Polarität in ganz verschiedenen „Breiten". Auch hier muß es das schon Gebildete sein, das das neu zu Bildende in seiner Besonderheit bestimmt.

Bei *Leptosynapta inhaerens* ist das dem Bogen nächste, äußere Loch des freien Plattenendes am größten (vgl. Fig. A [*inhaerens*] mit einer der von *Leptosynapta bergensis* abgebildeten Platten). Die Größe dieses Loches beruht auf einer bestimmten Neigung der Stäbchen bei der Verzweigung. Macht nicht auch das Einhalten dieser Neigungen zu dem Gebildeten irgendeine Abhängigkeit von dem Gebildeten wahrscheinlich? Das gilt zum mindesten, wenn die Polaritätshypothese nicht zutrifft.

Es ist nicht unmöglich, daß es nur gewisse Elemente in der Form sind, die das entsprechende korrelative Weiterwachsen der verschiedenen Enden bestimmten. Wir können das im einzelnen nicht entscheiden und geben gern zu, daß der Ausdruck „die schon gebildete Form bestimmt das noch zu Bildende" eine vorläufige Beschreibung des vorliegenden Geschehens darstellt, die noch weiterer Spezialisierung und Verbesserung zugänglich ist. Wir wollen selbst andeuten, wie man hier auf Grund von Beobachtungen in der Analyse weiter kommen könnte: die Tatsachen, an die ich hier denke, sind in der Entwicklung von Platten gegeben, die sich selbständig bilden und deren Primärstäbchen um 90° gedreht ist (vgl. Fig. N d'—g'). Bei der Drehung des Primärkreuzes ist seine „Vierendigkeit" nicht geändert worden, wohl aber die Lage des Primärstäbchens. Für die Lokalisation der Symmetriehörner ist also (abgesehen von den orientierenden Fältchen der Körperwand) wohl nur die Vierendigkeit und nicht die Lage des Stäbchens zwischen den 4 Enden von Bedeutung. Dagegen hängt die feinere Richtung der Symmetriehörner und damit weiterhin der Bautypus des freien Plattenendes mit der Primärkreuzlage zusammen, weil nämlich trotz der Drehung des ersten Stäbchens die Verzweigung unter 120° beibehalten wird. Das führt aber zu einer in bezug auf die Körperachse um etwa 30° verschiedenen Richtung der Symmetriehörner im normalen und anormalen Verhalten (vgl. die Figg. Kc, d, e und Nb, c mit Kc', d', e' und Nb', c'). Die genaue Verwertung aller Beobachtungen gestattet also auch in diesem Falle der kausalanalytischen Biologie ein Eindringen in Verhältnisse, die auf den ersten Blick vollständig unzugänglich scheinen. Vor allem gibt sie uns die Möglichkeit, das Ineinandergreifen von korrelativer Differenzierung und Selbstgestaltung selbst bei so minutiösen Vorgängen festzustellen und genauer zu erkennen. Besonders lehrreich ist in dieser Beziehung das in Fig. Hb dargestellte anormale Spiculum. Wir wissen sicher, daß die kleinen Zähnchen am Anker — ebenso wie die ähnlichen Gebilde an den Rändern der Löcher der Platten — Gebilde darstellen, die in mancher Hinsicht ziemlich selbständig sind, denn sie können an verschiedenen Teilen auftreten, auch dann, wenn die Architektonik des Ganzen sehr gestört ist. Ungeachtet dieser Unabhängigkeit von wichtigen architektonischen Verhältnissen läßt sich aber andrer-

seits zeigen, wie sehr ihr Auftreten doch an die Erfüllung ganz besonderer Bedingungen geknüpft ist. Betrachten wir nur die Widerhaken, die auf den anormalen, zahlreichen Bogen des Ankers in Fig. Hb zu sehen sind. Wir erkennen deutlich, daß diese Gebilde immer nur auf der konvexen Seite der gekrümmten Enden aufsitzen, genau so wie in ihrem normalen Auftreten. Noch mehr: die Spitze jedes einzelnen Widerhäkchens ist deutlich von der Spitze des ganzen Armes, dem sie aufsitzen, abgekehrt, wiederum genau so wie im normalen Verhalten. Wir können aus diesen Tatsachen den sicheren Schluß ziehen, daß die Widerhaken in ihrer Anlage von ihrem Träger korrelativ beeinflußt werden: bei Krümmung sitzen dieselben auf der konvexen Seite, und ihre Spitze ist der Spitze des tragenden Kalkbalkens immer abgekehrt. Krümmung und konische Form der tragenden Kalkstäbchen sind also hier die ausschlaggebenden (auslösenden) kausalen Momente, die man sich wiederum als Formreize wirksam denken muß. Dieses Beispiel ist noch deshalb von besonderem Interesse, weil es nicht die Komplikation der Bildung einer ganzen Platte oder eines Bügelendes oder dgl. aufweist. Wir zeigten oben, daß durchaus nicht immer alle schon vorhandenen Formelemente für die Auslösung der weiteren Gestaltbildungsprozesse in Betracht zu kommen brauchen. Unser spezielles Beispiel macht aber deutlich, wie man trotzdem auch bei dem bestimmenden Einfluß einzelner Teile immer wieder auf Formreize zurückgreifen muß.

Selbstdifferenzierung und Orientierung des Gebildeten durch korrelative Einflüsse, die durch Formreize vermittelt werden, erweisen sich überall als die ausschlaggebenden Momente bei der Spiculaformbildung.

Schon bei der Orientierung des Primärstäbchens und der primären Symmetriehörner fanden wir es wahrscheinlich, daß verschiedene korrelative Einflüsse zusammenwirken könnten. Die weitere Tatsache, daß die Symmetriehörner einerseits selbständig ohne Anker entstehen können und andrerseits durch den Ankerbogen doch immer in seine Nähe gezwungen werden, zeigte uns zum erstenmal, wie die Selbstgestaltung der Platte und die korrelative Beeinflussung von seiten des Ankers zusammen arbeiten: daß Symmetriehörner in richtiger Lage und Anord-

nung angelegt werden, ist eine Leistung der Selbstgestaltung der Platte. Daß aber diese Symmetriehörner, die bei freien Platten bald nach der einen, bald nach der anderen Querrichtung weisen können, bei Gegenwart des Ankers immer nach dessen Bogen hin gerichtet sind, beruht auf der hinzutretenden korrelativen Beeinflussung von seiten des Ankers.

Dieses Zusammenwirken[1]) läßt sich nun an verschiedenen Punkten der Anker- und Plattenentwicklung wiederfinden. Die Anlage von Bügelende und Bügel kann unabhängig vom Handhabenende des Ankers stattfinden. Sie ist insofern Selbstdifferenzierung. Wir sehen aber aus den Anormalitäten mit verdoppeltem Handhaben- und Bügelende, daß dieses der Selbstgestaltung fähige Skeletelement in seiner Lage von der Ankerhandhabe beherrscht wird. Genau das Entsprechende gilt von dem freien Plattenende und seiner Beziehung zu dem Bogenende des Ankers (vgl. Fig. Hc—e).

Um das Zusammenwirken von Selbstgestaltung und Korrelation aber vollkommen zu verstehen, müssen wir uns noch ein Weiteres deutlich machen. Wir sahen einerseits, daß die Platte von dem Anker korrelativ beeinflußt werden kann, und erkannten doch andrerseits, daß sich andere Ankerplatten vollständig selbständig entwickeln. Die Bildung der Platte ist also insofern als Selbstgestaltung zu bezeichnen. Wir haben aber schon festgestellt, daß im einzelnen die morphogenen Prozesse, die zur Bildung der Platte führen, vom Anker, von anderen Teilen der Platte oder vielleicht von der Polarität des Plasmas beeinflußt werden können. So folgt denn, daß die Selbstgestaltung der Platte als Ganzes nicht ausschließt, daß im einzelnen korrelative Einflüsse eine große Rolle spielen. Wir sehen daher hier bei der Spiculabildung eine allgemeine Regel bestätigt, die ich früher einmal mit den Worten formuliert habe: „Wenn auch die Differenzierung eines Körperteiles in ihrer Unabhängigkeit von anderen Körperteilen als Selbstdifferenzierung bezeichnet werden muss, so könnten jene inneren Differenzierungsursachen für kleinere Teile, etwa für die Zellen des betreffenden Organes, doch als äußere Ursachen wirken.

---

1) Über ähnliche Fälle von Zusammenwirkung von Selbstgestaltung und korrelativem Einfluß bei embryonalen Prozessen vgl. SPEMANN, 1907c, u. unsere Anm. oben S. 58 u. 63).

Kurz gesagt: die Selbstdifferenzierung eines Körperteiles kann in größerem oder geringerem Maße auf abhängiger Differenzierung seiner Elemente beruhen“ (1909, p. 513). Das gilt in unserem Falle nicht nur für die ganze Platte, sondern ebenso für einzelne Bezirke derselben. Die ganze Platte kann sich selbständig entwickeln, ihre einzelnen Teile werden aber in Korrelation zueinander angelegt. Sind sie einmal angelegt, so können sie sich selbständig weiter differenzieren, wobei wiederum die einzelnen Elemente sich korrelativ in richtigen Proportionen, in richtiger Lage usw. bilden. Daß z. B. ein Bügelende sich ohne Rücksicht auf die typischen Beziehungen zu der übrigen Platte anlegen kann, zeigen die Anormalitäten, in denen ein Bügelende unter dem Einfluß einer zweiten Ankerhandhabe an der Seite einer Platte angesetzt wurde. Es ist charakteristisch, daß in diesen Fällen, in denen der Einfluß der Platte nicht in Betracht kommt, auch die normalen Proportionen von Bügelende und freiem Plattenende nicht gewahrt sind (vgl. Fig. Ha u. b). Dagegen zeigt sich eine Abhängigkeit der Größenverhältnisse von dem bestimmenden Handhabenende des Ankers.

Die Mitwirkung erblicher Formresiduen. Diskussion ihrer „Ganzheit“ und ihres mnemischen Charakters.

Wir müssen indessen noch einmal zu der Entwicklung der selbständig gebildeten Platten zurückkehren. Wir waren zu der Überzeugung gekommen, daß das schon Gebildete das noch zu Bildende bestimmen müßte. Die genauere Betrachtung lehrt uns indessen bald, daß der bestimmende Einfluß des schon Gebildeten auch nicht überschätzt werden darf. Wir sahen, daß auch bei normaler Lage des Primärkreuzes trotzdem eine Platte entstehen kann, die in dem Besitz eines normalen Bügelendes und in der Gesamtform usw. normalen Platten außerordentlich nahe steht. Dieses regulatorische Streben zu der normalen Gesamtform kann sicherlich zum Teil auf das Mitwirken von Selbstdifferenzierung zurückgeführt werden. Wenn bei der Bildung der Platte viele Prozesse auf unabhängiger Gestaltung beruhen — d. h. unabhängig von den betreffenden Umständen —, so werden dieselben auch unter etwas geänderten Bedingungen ablaufen können und durch ihr normales Verhalten die anfängliche Abweichung ziemlich stark verdecken können.

Bedenkt man indessen das Problem genauer, so

wird man zu der Einsicht kommen, daß die Selbstdifferenzierungselemente in dem ganzen Prozeß doch nicht hinreichen, um seinen zu einem vorbestimmten Ganzen strebenden Charakter zu erklären. Die Berücksichtigung der Selbstdifferenzierung kann uns erklären, daß Bügel und Bügelende, feine Zähnchen in den Löchern u. dgl. auch unter anormalen Verhältnissen auftreten. Aber sie vermag meiner Ansicht nach nicht ganz befriedigend deutlich zu machen, warum das Konglomerat der selbstgestaltenden Teile sich dem normalen Ganzen in so hohem Maße nähert. Wenn auch z. B. bei Drehung des Primärkreuzes die Änderung nicht groß ist, so bedingen der geänderte Abstand und Winkel der Symmetriehörner doch eine etwas andere Architektonik, die trotzdem zu demselben Ziele führt. Auch bei der Annahme von Gestaltreizen bleibt wenigstens der Schein einer Leitung durch das Ganze bestehen.

Wir sehen, daß an dieser Stelle das Problem der Mitwirkung des „Ganzen“ auftaucht, eine Frage, die den Biologen aus der Entwicklungsphysiologie und dem Studium der Restitutionsvorgänge wohl bekannt ist. „Nach dem Siege der Zellentheorie hat man viel von den ‚Bausteinen‘ des Organismus geredet. Man hat geglaubt, das Gesamtleben sei einfach die Summe der Lebensprozesse der einzelnen Zellen. Man hat zu wenig beachtet, dass diese Verbindung der Reaktionsweisen ganz besondere Probleme einschließt. Später ist dann eine Art Reaktion gekommen. Es wurden Stimmen laut, die es für richtiger erklären, den Einfluß des Ganzen auf die Teilprozesse in den Vordergrund zu schieben, anstatt das Ganze als passives Produkt der Mannigfaltigkeit der Teile aufzufassen. Die Zellen hören auf, selbständige Bausteine im Gebäude, Summanden in der Summe des Organismus zu bilden. Die Regenerations- und Regulationsprobleme treten jetzt in den Vordergrund des Interesses; sie sind es ja, die in so augenfälliger Weise ein zweckmäßiges, zum Ganzen drängendes Reagieren offenbaren“ (Becher, 1909, p. 561). Ich kann mich aber heute so wenig wie früher zu der Annahme einer rätselhaften Wirkung einer vom Organismus angestrebten Ganzheit entschließen. Ich habe schon früher meine Gründe dafür entwickelt. Es ist schon wichtig, sich deutlich zu machen, „dass jene Wirkung des Ganzen auf seine Teile in Wahrheit verhältnismäßig selten vorkommt und daß es sich gewöhnlich um die Wirkung eines Teiles auf einen anderen handelt“ (l. c., p. 562). Bei der Analyse einzelner Fälle läßt sich die

scheinbar wirkende „Ganzheit“ fast immer entlarven. So haben Boveri seine Studien über Seeigeleier (1901, p. 173—175) und die neuen Studien über „die Potenzen der Ascaris-Blastomeren“ zu dem Schluß geführt, „daß der Begriff einer während der Entwicklung der Blastomeren übergeordneten „Ganzheit“ oder „Einheit“ keine Berechtigung hat“ (1910, p. 211).

Man muß sich aber hüten, mit der rätselhaften Wirkung des in der Entwicklung angestrebten „Ganzen“ die sachliche Schwierigkeit einfach beiseite zu schieben. Die Schwierigkeit, der Anschein der Mitwirkung des Zieles, der Ganzheit, ist in der Tat vorhanden. In unserem Falle tritt er besonders deutlich zutage. Es scheint, als ob das Vorbild der normalen fertigen Platte auch bei anormaler Anlage noch alles mögliche täte, um das vorgeschriebene Schema zu erreichen. „Nun entsteht das Problem: wo stecken die Ursachen, die die Wiederherstellung des Ganzen bedingen können. Hier scheint die Annahme unvermeidlich, dass das Ganze nur durch eine irgendwie vorhandene Repräsentation des Ganzen wiederherstellbar ist“ (Becher, 1909, p. 561). Dieser für die Restitutionsphänomene gezogene Schluß gilt auch in unserem Falle, der die typischen Züge einer organischen Regulation darbietet.

Die Rätselhaftigkeit in der Wirkung des noch nicht erreichten idealen Ganzen während der Entwicklung ist eine ganz ähnliche wie diejenige, die in dem Teleologieproblem vorzuliegen scheint, wo es sich um die Frage handelt, wie der zukünftige, noch nicht erreichte Zweck trotzdem das zweckmäßige Mittel schon mitbestimmen soll (vgl. Becher, 1910b, p. 331). Wie es aber bei zweckmäßigen Reaktionen zuweilen möglich ist zu zeigen, daß die Wirkung des zukünftigen Sukzedens (Zweck) vorgetäuscht wird durch die Wirkung der vorhergehenden Residuen von der früheren, gelegentlichen Erreichung des Zweckes, so muß die wissenschaftliche Analyse des Anscheins einer Wirkung von zukünftiger Ganzheit untersuchen, ob die scheinbar wirksame Einheit des Zieles nicht in irgend einer Form während der Bildung selbst gegenwärtig sein kann.

Bei den Regenerations- und Entwicklungserscheinungen liegt es nahe angesichts dieser Lage des Problems darauf hinzuweisen, daß die zukünftige Ganzheit als erbliche Anlage in den regenerierenden Zellen usw. in irgendeiner Form vorausgesetzt wird. Ich bin der Ansicht, daß auch in unserem Falle das augenfällige

Streben nach Ganzheit durch die Mitwirkung der erblichen Anlage des Ganzen[1]) zustande kommt. Das, was trotz des modifizierten Ausgangspunktes die Spiculabildung zu dem bestimmten Ziele hinleitet, muß etwas trotz der anormalen Verhältnisse immer konstant Bleibendes sein. Und da kann wohl nur die erbliche Anlage des Spiculums in Frage kommen.

Man muß indessen bedenken, daß damit noch nicht viel gesagt ist. Der Hinweis auf die erbliche Anlage gibt uns ein gewisses Verständnis für den regulatorischen, man kann im beschreibenden Sinne gut sagen „zielstrebigen" Charakter der Plattenanlage. Aber wir möchten mehr erfahren und gern etwas Licht in der Frage bekommen: wie kann die Normalgestalt als erbliche Anlage wirken, und wie kann sie überhaupt als Ganzes vorhanden sein?

Wer unseren früheren Auseinandersetzungen aufmerksam gefolgt ist, wird sich über die Schwierigkeit dieser Frage im klaren sein. Ich will deshalb an dieser Stelle nicht wieder darauf eingehen. Vielleicht wird man aber gleich hier einwerfen, daß nicht die Form als Ganzes präformiert zu sein braucht, sondern nur einzelne Teile derselben. Das ist zum Teil richtig und wird uns später beschäftigen, aber es ist doch ebenso sicher, daß eine einzelne selbständige erbliche Repräsentation der verschiedenen Plattenmerkmale — etwa in verschiedenen Chromatinkörnchen — nicht genügt, um die konstant und feste Architektonik des ganzen Gebildes zu erklären, und vor allem nicht hinreicht, um klar zu machen, weshalb die einzelnen Teile der Platte nach modifizierter erster Anlage nicht in augenfälliger Zufälligkeit ohne Rücksicht auf das Ganze angelegt werden. Ich bekämpfe durchaus nicht die Ansicht, daß die Einzeleigenschaften einer Platte einzeln in der Erbmasse repräsentiert sind, und halte es sogar für wohl möglich, daß dieselben sich nach Art mendelnder

1) Der hier vorläufig der Deutlichkeit wegen gebrauchte Ausdruck „Ganzes" erfährt später eine Einschränkung. Vorläufig mag die Bemerkung genügen, daß es mit der Ganzheit der erblichen Anlage ähnlich steht wie mit der Ganzheit bei den Gestaltreizen. So wie nicht immer die ganze Gestalt das Auslösende ist, so braucht auch nicht die ganze erbliche Anlage bei jedem Prozeß beteiligt zu sein. Wie aber auch in der Wirkung einer Teilgestalt das Gestaltreizproblem dasselbe ist, als wenn die ganze Gestalt wirkte, so bleibt auch das „Ganzheitsproblem" bei der erblichen Anlage im wesentlichen dasselbe, auch wenn sich herausstellt, das eben nur Teile des großen Ganzen als „Ganze" wirken. Übrigens steckt auch in dem Gestalteinfluß dasselbe Problem der „Ganzheits"wirkung.

Charaktere trennen und umkombinieren lassen können. Aber trotz alledem zeigen die Tatsachen deutlich genug, daß in der erblichen Anlage noch etwas mehr stecken muß: eben etwas, was der Konfiguration des Ganzen neben den Eigentümlichkeiten der einzelnen letzten Teile dient. Gerade unsere Resultate über die Selbstgestaltungsfähigkeit der einzelnen Teile macht das um so wahrscheinlicher. Wenn die einzelnen Elemente der Platte unter besonderen Bedingungen sich selbständig an anormalen Stellen anlegen können, so muß eben etwas vorhanden sein, was normalerweise eine solche falsche Orientierung hindert und die richtige Anlage gewährleistet. Nun brachte uns die Analyse der Entwicklungsreize, die von dem weiter wachsenden Primärkreuz ausgehen oder sonstwie dabei in Frage kommen, zu der Ansicht, daß diese auslösenden Reize zumal bei der Änderung durch anormale Lage nicht hinreichen, um für sich allein das Streben nach normalem Typ völlig verständlich zu machen. Also muß dieses Etwas, das das Streben zum Ganzen bedingt, das in der Plattenentwicklung so deutlich zum Ausdruck kommt, nicht in den auslösenden Bedingungen, sondern in der erblichen Anlage gesucht werden.

Bei der Besprechung der Polaritätshypothese fanden wir, daß sie nicht genügte, um deutlich zu machen, warum an den einzelnen Stellen eines Plattenentwicklungsstadiums das gebildet wird, was tatsächlich entsteht. Wir neigten deshalb mehr und mehr der Annahme von Gestaltreizen zu. Diese Gestaltreize machen es schon besser verständlich, daß an einem Kalkbalkenende eines späteren Entwicklungsstadiums etwas anderes entsteht als an einem in gleicher „Breite“ (in bezug auf die Polarität) liegenden Ende eines früheren Stadiums, denn mit der Entwicklung der Gestalt ist der Gestaltreiz ein anderer geworden. Aber wir dürfen uns nicht darüber hinwegtäuschen, daß auch mit der Annahme von Gestaltreizen noch lange nicht alles getan ist. Schon bei dem Primärkreuz trat diese Schwierigkeit hervor. Vor allem muß man fragen: warum wirkt der Gestaltreiz eines bestimmten Stadiums nicht an allen Enden gleich. Man kann sagen, es käme hinzu, daß die verschiedenen Enden verschiedene relative Lagen einnähmen. Aber ich gestehe, bloß auf der Basis eines Gesamtgestaltreizes nicht einsehen zu können, wie die relative Lage der Enden mit ihm zusammen wirken soll. Man kann sich aber anders helfen und Gestaltreize der einzelnen Teile hinzunehmen. Es ist mir aber sehr fraglich, ob man damit für alle auftretenden

Verschiedenheiten ausreicht. Vor allem aber wiederholt sich das Problem für jene Teilgestaltreize. Die konische Form von (überzähligen) Ankerenden bedingt durch Gestaltreiz, daß Häkchen gebildet werden müssen. Warum aber entstehen die Haken nur an der konvexen Seite? Hier müssen wir schon als weiteren lokalisierenden Teilreiz die konvexe Krümmung der einen Bogenseite hinzunehmen. Aber auch dann wäre noch nicht bestimmt, daß die Häkchen in bestimmtem Abstand auftreten, und die Richtung der kleinen Spitzchen zum Spitzenende des Bogenarmes hin ist gleichfalls noch nicht befriedigend erklärt.

Es bestehen aber auf jeden Fall nur zwei Möglichkeiten: entweder gelingt es durch Hinzunahme immer weiterer Teilreize schließlich die Auslösungsbedingung für jeden Punkt des Kalkkörpers so spezifisch zu gestalten, daß das Plasma nur noch mehr oder weniger stark abzulagern braucht, damit im ganzen das richtige Wachstum zustande kommt. In diesem Falle besteht fast die ganze erbliche Plattenanlage in der Abstimmung auf alle möglichen Teilgestaltreize, und es erhebt sich die Frage: worin kann die Disposition auf diese Gestaltreize bestehen? Sie ist kaum verständlich, wenn man nicht auch irgendeine erbliche Repräsentierung der Gestalt annimmt. Im anderen Falle aber, d. h. wenn das, was ausgelöst wird, komplizierter bleibt, wenn noch Prozeßkomplexe ausgelöst werden, in denen selbst das Formelement noch steckt, so müssen also mindestens erbliche Gestaltrepräsentanten für kleinere Teile vorhanden sein.

Auf jeden Fall müssen wir somit neben den Gestaltreizen noch eine erbliche Repräsentierung der Gestalt annehmen. Wie weit hier aber nur einzelne Teile oder die ganze Gestalt in Frage kommt, braucht uns einstweilen nicht zu beschäftigen.

Die Frage bleibt also: wie kann die Gestalt erblich repräsentiert sein, und wie kann sie wirken? Es muß zugestanden werden, daß es schwer ist, sich ein Bild einer solchen Repräsentation zu machen. Unwillkürlich wird man hier an den Ausweg erinnert, den Weismann einschlug, gegenüber der Notwendigkeit, Erscheinungen, wie die Vererbung von Zebrastreifung, von gesägten Blatträndern u. dgl. zu erklären. „Schwarze und weiße Determinanten allein können nicht die regelmäßige Abwechslung erklären, und Sägepangene kann es nicht geben“ (Becher, 1909, p. 529). So kommt Weismann zu der Annahme einer bestimmten Anordnung der einzelnen Determinanten, eine Annahme, die aber wieder die Teilbarbeit einer solchen festen Anordnung unverständlich macht. Ich habe früher

die Ansicht vertreten: „Wir glauben, dass man dasjenige, was Weismann durch die bestimmte Anordnung der Determinanten erklären will, im Prinzip durch die verschiedenen Bedingungen, denen gleiche Pangene ausgesetzt sind, ersetzen kann. Im einzelnen freilich wird es außerordentliche Schwierigkeiten bieten ....“ (l. c., p. 530). Auch heute vertrete ich noch die Ansicht, daß in vielen Fällen eine Ordnung in der Auslösung der Erbanlagen durch die auslösenden Reize in epigenetischer Weise möglich ist. Noch in dieser Arbeit haben wir auf einen diesbezüglichen Erklärungswert der Polaritätshypothese hingewiesen. Aber ich bin durch die in der vorliegenden Untersuchung mitgeteilten Tatsachen zu der Überzeugung gelangt, daß diese Erklärung nicht in allen Fällen hinreicht.

Wir wollen indessen nicht die Konsequenzen unserer Auffassung für die Formbildung im allgemeinen ziehen, bevor wir unsere spezielle Aufgabe so weit wie möglich erledigt haben. Vielleicht ist es möglich, sich eine Repräsentation der Form in anderer Weise vorzustellen, als es Weismann getan hat. Vielleicht könnte man besondere Determinanten für die Art der Verbindung der einzelnen Formelemente annehmen. Aber auch damit wäre nicht allzuviel gewonnen; denn auch in diesem Falle müßten diese Determinanten in ihrer Wirkung selbst wieder durch irgendwelche Faktoren orientiert werden. Manchmal brauchen allerdings spezielle Formen nicht in dieser Form repräsentiert zu sein, sondern können in ihrem Wiederauftreten durch gewisse allgemeine Bedingungen garantiert werden. Eine bestimmte Form von Eisblumen kann vielleicht unter genau denselben Bedingungen wiedererwartet werden, und ähnliches darf nach Woodland, wie wir sahen, für Krystallomorphen vielleicht angenommen werden. Aber gerade bei solchen sich epigenetisch, d. h. unter der Mitwirkung äußerer Faktoren vollziehenden Formbildungen wird das Ganze durch geringfügige Änderungen in den Bedingungen manchmal total verändert, ein typisches Zeichen dafür, daß hier die Garantie für die Form nicht wesentlich in den unveränderlichen Anlagen gegeben war, sondern in den auslösenden Bedingungen lag. Diese Analogien treffen eben nicht zu. Nun bestreite ich durchaus nicht, daß sich solche Analogien immer komplizierter machen und weiter treiben ließen. Ich leugne ja keineswegs von vornherein den physikalisch-chemischen Charakter des erblichen Vorganges in unserem Falle. Aber ich bin der Ansicht, daß alle jenen Analogien aus der Luft gegriffene Fiktionen sind, die mit wirklicher Erklärung nichts zu tun haben und nur den Zweck

haben, denjenigen, dem der Vitalismus als eine um jeden Preis zu vermeidende Anschauung gilt, über die drohende Gefahr noch einmal zu trösten.

Ich gehe daher jetzt ohne weitere Diskussion solcher Analogien dazu über, meine eigenen Ansichten über die Natur der Repräsentation des Ganzen und über seine Wirkung darzulegen.

Zum Beginn darf ich vielleicht noch einmal auf die Ähnlichkeit unseres Problems mit demjenigen der Regeneration hinweisen. In beiden Fällen zeigen normales und anormales Geschehen eine unverkennbare Äquifinalität. Bei der Bildung der Platte kommt unter normalen wie unter teilweise veränderten Verhältnissen fast dasselbe Resultat zustande. Bei der Regeneration finden fast dieselben morphogenen Prozesse statt wie in der Ontogenese, obwohl die Bedingungen sicherlich zum Teil andere geworden sind. Über diese Äquifinalität bei der Regeneration habe ich nun früher folgende Bemerkung gemacht: „Nun ist es Tatsache, dass dieser spätere Reizkomplex trotzdem die Regeneration zu demselben Ziele führen kann wie die ganze Reizreihe der Ontogenese. Daraus ist zu folgern, dass jene ganze Reizreihe nicht notwendig ist, und es ist wahrscheinlich, dass jener spätere Reizkomplex, der ja selbst ein Produkt der Ontogenese ist, die wesentlichen Elemente der früheren Reize in sich enthält.

„Man gestatte uns auch hier einen Vergleich. Es ist der normale Weg zur Kenntnis eines Wissenszweiges, dass man Kapitel für Kapitel eines Lehrbuches studiert oder Vorlesung nach Vorlesung hört. Trotzdem ist es nicht unmöglich, daß man zu demselben Ziele gelangt, wenn man die ersten Kapitel überschlägt, oder die ersten Vorlesungen versäumt. Die einzelnen Kapitel bringen die aufeinander und auseinander folgenden Gedankengänge; sie gehen auseinander hervor und bilden eine Reihe von Folgerungen, die sich der Kausalreihe der ontogenetischen morphogenen Reize vergleichen lässt. Wie im einen Falle so sind auch im anderen die ersten Glieder nicht unentbehrlich, und wie mir scheint, auch bei der Regeneration deshalb, weil die späteren Reizkomplexe einen hinreichenden Teil der früheren ähnlich enthalten, wie die späteren Kapitel eines Lehrgangs die früheren. Hier liegt also eine Art der Auslösung vor, bei der ein Teil ähnlich wirkt, wie die Wiederholung des ganzen Komplexes von Einflüssen. Wir dürfen nicht versäumen, wenigstens kurz anzudeuten, dass diese Art der Auslösungen für die mnemischen Reproduktionen charakteristisch ist“ (Becher, 1909, p. 562—563).

Der Hinweis auf die Ähnlichkeit mit mnemischen Prozessen scheint mir für uns das Wesentliche zu sein. Ich glaube, daß wir das uns beschäftigende Formbildungsgeschehen nicht besser beschreiben können, als wenn wir die Voraussetzung machen, daß die erblichen Anlagen der Gestalt nach Art der (physikochemischen) Gedächtnisresiduen, das ist der Engramme in Semon's Terminologie, vorhanden sind und bei ihrer Ekphorie wirksam werden.

Diese Annahme ist sicherlich möglich. R. Semon hat in seinem großzügigen Buch „die Mneme" (1904 u. 1908) deutlich gemacht, daß man sich die Formbildung während der Entwicklung als eine Aufeinanderfolge von Reaktionen denken kann, die in ähnlicher Weise erregt und ausgelöst werden wie die Residuen des Gedächtnisses. Die Gedächtnisreproduktionen mit Einschluß der dadurch bedingten Reaktionen und das Reproduktionsgeschehen während der Ontogenese lassen sich auf dasselbe Schema zurückführen. Diese Möglichkeit bietet schon allgemein viele Vorteile. Die Mannigfaltigkeit der auslösenden Reize (vgl. die Bemerkungen S. 58, 63 usw.), die Tatsache, daß verschiedene auslösende Faktoren ganz heterogener Natur trotzdem dasselbe Ergebnis liefern können, lassen sich in keiner anderen Weise so gut verstehen und treffend beschreiben wie mit Hilfe der von den Gedächtniserscheinungen genommenen Begriffe. Besonders die fundamentale Tatsache, daß die Wiederkehr nur eines Teiles des normalerweise auslösenden Komplexes dieselbe Aktivierung erblicher Anlagen hervorbringen kann wie die Gesamtheit, läßt sich in mannigfaltigster Weise im Entwicklungs- und Regenerationsgeschehen nachweisen und zeigt mit erdrückendem Tatsachenmaterial die Übereinstimmung, die zwischen gedächtnismäßig-reproduktiv bedingten Reproduktionen und Wiederherstellung der Gestalt bei den Organismen besteht.

Semon's Ausführungen würden noch mehr Beachtung gefunden haben, wenn man nicht vielfach sich gewöhnt hätte, sie in einen gewissen Gegensatz zu den Forschungen über Erblichkeit zu setzen, die von der Beobachtung der Zellverhältnisse und der mutmaßlichen Vererbungsträger ausgehen. Man hat den Eindruck, daß in letzter Linie die Lösung aller Rätsel doch in den zu beobachtenden Strukturen liegen müßte, und hält damit die mnemischen Theorien der Entwicklung für interessante Umschreibungen, denen kein

definitiver Wert zukommen kann. Dieses Urteil ist aber sicherlich nicht gerecht und verleitet zur Teilnahmslosigkeit gegenüber einer bedeutsamen zoologischen Einsicht. Die Nichtbeachtung der mnemischen Gesetzmäßigkeit der organischen Reproduktionsphänomene wäre aber ebenso töricht, als wenn man die Beobachtung und Aufstellung von Gesetzen über Gedächtnis, Reproduktion und Assoziation verschieben wollte, bis die entsprechenden Einzelerscheinungen der Gehirnzellen entdeckt wären. Man darf nicht vergessen, daß sich vieles, ja manchmal das Wesentliche, schon aus größeren Komplexen der letzten Elemente erklären läßt, wenn die letzten Elemente selbst noch gar nicht bekannt sind. Man kann das Wesentliche eines Gemäldes oder einer Maschine verstehen, ohne über die chemische Zusammensetzung der Farben oder über das Material orientiert zu sein.

Ferner muß immer wieder scharf hervorgehoben werden, daß Semon's Bestrebungen mit der Frage „Mechanismus oder Vitalismus" gar nichts Näheres zu tun haben. Die Reproduktionsphänomene, die das Gehirn vermittelt, sind Tatsachen. Die Erscheinungen der Entwicklung und Restitution sind gleichfalls Tatsachen, und wenn sich übereinstimmende Züge in beiden Gruppen objektiv feststellbarer Vorgänge finden lassen, so ist das von großer Bedeutung, und man muß sich damit abfinden, ob man nun Vitalist oder Mechanist ist.

Ein weiterer Grund zur Ablehnung mnemischer Entwicklungstheorien liegt in der Meinung, das Gedächtnis sei ein hochkomplizierter Vorgang, der seine Voraussetzung in der komplizierten Gehirnstruktur habe, und es sei ungereimt, einen so verwickelten Vorgang mit der Auslösung von Reaktionen in undifferenzierten Embryonalzellen auf eine Stufe zu stellen oder auch nur zu vergleichen (vgl. O. Hertwig, 1898, p. 251; 1906, p. 587; 1909, p. 661; R. Fick, 1907, p. 17 ferner H. E. Ziegler, 1910, p. 38 u. 39). Neuere experimentelle Ergebnisse entkräften aber auch dieses Argument; denn die Versuche von Jennings (1902 u. 1910, p. 261 ff., 274—277, 410 ff., 527—529; siehe auch Hodge u. Aikins, 1895) und meiner Meinung nach auch die neueren von A. A. Schaeffer (1910, p. 113 ff. u. 131) lassen keinen Zweifel darüber, daß die Grundzüge dessen, was

sich bei Gedächtnis objektiv beobachten läßt, auch bei Protozoen festgestellt werden kann. Daraus folgt dann, „dass Reproduktion und Assoziation nicht an Gehirn, Nerven und „Assoziationsfasern“ gebunden sind“ (Becher, 1910b, p. 328), und daß die komplizierte Faserstruktur des Gehirns nur zur außerordentlichen Steigerung der Verbindungsmöglichkeit der Gedächtnisresiduen, nicht aber zur Ermöglichung der Grunderscheinung des Gedächtnisses notwendig ist. An anderer Stelle habe ich darüber ausgeführt: „Wie eine Mitteilung auch ohne Telephonleitung, so würde Reproduktion und Assoziation auch ohne ‚Assoziationsfasern‘ möglich sein; wie jene die Möglichkeit der Mitteilung räumlich ausdehnt und viel mannigfaltiger macht, so würden diese die Zahl und Bedeutung der Engrammverbindungen unermeßlich steigern. Unsere Folgerung aus Jennings Versuchen würde in gutem Einklang stehen zu den Annahmen mnemischer Entwicklungstheorien, die ebenfalls die Gehirnstruktur nicht als notwendige Mittel der Ekphorie und Reproduktion ansehen können“ (1911, p. 286 u. 287).

Man hatte recht, wenn man sich sträubte, die Reaktionen hochentwickelter Organismen unmittelbar mit denen von Embryonalzellen auf eine Stufe zu stellen, aber man kann den Zellen des sich entwickelnden Organismus nicht diejenigen Reaktionsfähigkeiten absprechen, die das Experiment bei einzelligen Organismen nachgewiesen hat (vgl. den ähnlichen Gedankengang bei zur Strassen, 1909, p. 5 ff.). Damit dürfte das oben angeführte Bedenken gegen die Annahme, daß in den Reaktionen der Embryonalzellen ein Zug steckt, der dem Reproduktionsgeschehen des Gedächtnisses wesensgleich ist, hinfällig werden.

Endlich wollen wir noch darauf hinweisen, daß die mnemische Theorie der Entwicklung zwar durch die Annahme der Vererbung erworbener Eigenschaften eine passende Ergänzung und Abrundung finden würde, daß indessen durchaus nicht notwendig beide Annahmen miteinander unbedingt verknüpft sind. So kann man sich vorstellen, daß sich in der Keimsubstanz Engramme finden, die nicht durch Übertragung somatischer Erwerbungen in dieselbe hinein gekommen sind. Es könnte — in einigen, freilich nur in einfachen Fällen — eine Art Keimesvariation der Engramme (z. B. durch direkte Beeinflussung der Keimzellen, „Parallelinduktion“) stattgefunden haben (vgl. Semon's eigene Bemerkungen darüber 1907, p. 70—71).

Wie dem nun auch sein mag, immer wird als Tatsache bestehen bleiben, daß sich viele Vorgänge der tierischen Formbildung nach

einem von Gedächtnisvorgängen hergenommenen Schema am besten beschreiben lassen. Das gilt nun in besonders auffälligem Maße von dem uns vorliegenden Falle. Wenn man sich die erbliche Anlage, die die Scleroblasten befähigt bestimmte Spiculaformen hervorzubringen, nach Art von Gedächtnisresiduen (Engrammen) wirksam denkt, so werden uns viele Züge des von uns geschilderten Vorganges bekannt, statt seltsam anmuten. Zunächst wird verständlich, daß der auslösende Reiz an anderer Stelle gesetzt wird als an derjenigen, an der er in Wirksamkeit tritt. Daß der entfernte Ankerbogen oder die Handhabe die entsprechenden Enden der Platte beeinflussen, wird uns nicht mehr wundernehmen, wenn wir daran denken, daß auch die meisten Reize die Gedächtnisresiduen auslösen, an anderer Stelle dem Organismus mitgeteilt werden als an derjenigen, wo wir uns vermutlich die Residuen lokalisiert denken müssen. Der Vorgang, der einen auslösenden optischen Reiz von der Retina zum Auge führt, kann uns jetzt als ein bekanntes Vorbild dienen für die Art der protoplasmatischen Fortleitung des Gestalteindruckes vom Anker zur Platte oder von einem Teile einer Platte zum anderen.

Die Möglichkeit, sich die Reizübertragung vom Anker zur Platte usw. nach Art der Nervenleitung zu denken, gewährt noch weitere Vorteile. Wir stellten uns oben die Frage, wie es möglich wäre, daß der Reiz auf seiner Leitung durch das Plasma keine zufälligen Veränderungen erführe. Auch diese Frage können wir jetzt zwar nicht beantworten, aber doch wenigstens mit anderen wohlbekannten Tatsachen in Beziehung setzen. Denn wir haben, wie ich glaube, allen Grund, auch von der Reizleitung zum Gehirn und im Gehirn anzunehmen, daß der protoplasmatische Reizzustand in denjenigen Zügen, die ihn zum Repräsentanten des Reizes machen, bei der Fortleitung keine wesentlichen Änderungen erfährt oder wenigstens sozusagen mit einem konstanten, individualisierten Index versehen wird. Ob während der Leitung zum Gehirn gleichsinnige Spezifizitätsänderungen aller Reizeindrücke vorkommen, läßt sich nicht ohne weiteres sagen; denn es wäre wohl denkbar, daß ein Reiz im Gehirn nicht nach der Art wirkte, wie er in dem nervösen Endorgan aufgegeben wird, sondern entsprechend der Qualität, mit der er im nervösen Zentralorgan ankommt. Jedenfalls ist die Erhaltung des spezifischen, repräsentativen Charakters der Erregungen aus einigen Gründen sehr wahr-

scheinlich; denn wir sehen, daß ein und derselbe Reiz an verschiedenen Stellen des Gehirns als „dasselbe“ wirken kann, und daß derselbe Reiz andrerseits, auf verschiedenen Bahnen (etwa von verschiedenen Teilen der Retina aus) derselben Gehirnpartie zugeführt, wiederum dieselbe auslösende Wirkung hervorrufen kann.

Ferner ist unter Zugrundelegung des mnemischen Geschehens das Verhalten der Formbildungsvorgänge bei geändertem Ausgangspunkt leicht verständlich: wie bei den mnemischen Prozessen eine teilweise Wiederkehr der auslösenden Bedingungen trotzdem dieselben Reproduktionen veranlassen kann, so werden auch von dem verlagerten Primärkreuz oder von dem anormal gestalteten Anker doch fast dieselben Formbildungsprozesse in Gang gesetzt. Wir fanden, daß beim Primärkreuz manchmal nur die „Vierendigkeit“ wirkte und nicht die Richtung des Primärstäbchens. Wir brauchen jetzt aber nicht mehr die unnatürliche Annahme, daß in dem Gestaltreiz des Primärkreuzes sozusagen der zum Primärstab gehörige Teil fehlte. Wir können jetzt annehmen, daß zwar der ganze Gestaltreiz da ist, daß aber nur ein Teil davon wirksam wird. Die Wiederkehr einer Kleinigkeit kann mir eine ganze frühere Situation ins Gedächtnis zurückrufen und mich zu entsprechender Reaktion veranlassen, sie kann allerdings gelegentlich einmal auch nur einen beschränkteren Teil des früheren Erlebnisses reproduzieren und vielleicht dementsprechend eine andere oder eine Teilreaktion auslösen. Beide Fälle finden wir bei der Formbildung von Ankern und Platten wieder. Das gedrehte Primärkreuz (also der etwas geänderte Reiz) führt fast zu denselben Reaktionen wie das normal liegende Primärstäbchen. Dagegen vermögen die ganz anormal gebildeten Ankerbogenenden der Fig. Hb nur noch die normale Auslösung einer Teilreaktion, nämlich die Bildung der Ankerhäkchen, anzuregen.

Dazu kommt die Tatsache, daß die Formbildung von Anker und Platte in demselben Hautstück in sehr verschiedener Größe erfolgen kann (Fig. G). Es wäre sinnlos, für jeden Maßstab, in dem diese Bildungen auftreten, eine entsprechende besondere erbliche Anlage anzunehmen. Vielmehr müssen die erblichen Dispositionen durch die Gestaltreize der großen wie der kleineren Kalkkörperanlagen richtig zur Mitarbeit angeregt werden können. Das wird wiederum leicht verständlich, wenn die Dispositionen Engrammnatur haben; denn auch für die Gedächtnisresiduen von Gestalten ist charakteristisch, daß sie sowohl durch größere wie durch kleinere Abbilder derselben Form erregt werden können.

Damit nähern wir uns dem schwierigsten, aber auch interessantesten Problem, der Wirkung des „Ganzen“. Auch in diesem Falle kann uns nur die Analogie zu dem Gedächtnisgeschehen die Möglichkeit bieten, die seltsamen Tatsachen an Bekanntes anzuschließen. Nehmen wir an diesem Punkte einen Augenblick lang die eigene Erfahrung über unser Psychisches hinzu. Denken wir an irgendeinen Komplex von Engrammen, etwa an ein Gesicht, dessen Vorstellung durch irgendwelche Reize in uns lebendig wird. Dann ist deutlich, daß in diesem Komplex eine gewisse Einheitlichkeit, ein unzweifelhafter Zusammenhang zwischen den Elementen des Eindrucks besteht. Die einzelnen Elemente des Komplexes stehen nicht völlig selbständig nebeneinander, sondern sie machen den Eindruck der Zusammengehörigkeit zu einem Ganzen. Woher diese Zusammengehörigkeit stammt, soll uns hier nicht beschäftigen.

Wir wollen noch ein anderes, auf den ersten Blick einfacheres Beispiel anführen: die Vorstellung eines Dreiecks. Auch in dieser Vorstellung steckt etwas mehr als die Vorstellung von 3 Linien, die nichts miteinander zu tun hätten. Auch hier ist ohne Zweifel ein Gesamteindruck, die „Dreieckigkeit“, vorhanden. Die 3 Linien werden in dem psychischen Erlebnis nicht lediglich als selbständige Linien vorgestellt, sondern als Teile eines Ganzen. Auch hier lassen wir die Frage über die Herkunft des Ganzen einstweilen beiseite.

Wenn das Psychische, wie die meisten Psychologen und Naturforscher glauben, nur eine Begleiterscheinung physiologischer Gehirnprozesse ist, dann muß man wohl annehmen, daß auch jenes Element der Ganzheit, das etwa in der Vorstellung „Dreieck“ liegt, ein physiologisches Korrelat haben muß. Diese Annahme ist für den psychophysischen Parallelismus deshalb notwendig, weil dieser Eindruck der Zusammengehörigkeit und Einheit häufig Einfluß auf die Reaktion eines Menschen ausüben kann. Der Eindruck „Dreieck“ kann in mir den Wunsch anregen, mir irgendeinen mathematischen Dreieckssatz zu beweisen. Die Vorstellung dreier selbständiger Linien würde diese Folgen nicht nach sich gezogen haben. Wenn also alle nichtpsychischen Vorgänge eine für sich geschlossene Kausalkette bilden, so muß ein physikalisch-chemisches Korrelat jenes Ganzheits-Eindruckes in den Gehirnzellen existieren.

Ich habe diese Betrachtungen angestellt, um deutlich zu machen, daß der Biologe sich mit dem Problem einer einheitlichen Wirkung

eines Ganzen doch an irgendeiner Stelle auseinandersetzen muß, und um unsere folgende Annahme zu rechtfertigen.

Ich glaube nämlich, daß die erbliche Anlage etwa der Platte bzw. ihrer Teile und Entwicklungsstadien nach Art eines Gedächtnisresiduums vorhanden ist und wie ein Engramm auch als (mehr oder weniger) zusammenhängendes Ganzes wirkt. Es ist nicht etwa notwendig anzunehmen, daß die Scleroblasten eine psychische Vorstellung von der Form haben, die sie bilden sollen, eine Vorstellung, die derjenigen ähnelte, die wir auf Grund des mikroskopischen Bildes davon bekommen. Aber ich glaube, daß ebenso wie in dem Residuum von einem Dreieck mehr steckt als in den Einzelresiduen dreier Linien, auch in dem erblichen Engramm der Ankerplatte die einzelnen Elemente nicht selbständig und unabhängig voneinander bestehen, sondern daß in dieser erblichen Repräsentation auch diejenigen Momente liegen müssen, die aus den Elementen erst das Ganze machen.

Die Zusammenwirkung der Gestaltreize und Gestaltresiduen.

Wenn wir nun annehmen, daß eine ganze Reihe solcher Formengramme von den Entwicklungsstadien der Platte vorhanden ist, so können wir uns die Entstehung der letzteren folgendermaßen verdeutlichen. Ein bestimmtes Entwicklungsstadium bewirkt durch den durch seine Form ausgeübten Reiz die Erregung des Residuums des folgenden Formstadiums aus dem Latenzzustande, in dem sich die Engramme für gewöhnlich befinden. Der Formreiz des schon Vorhandenen wirkt dann, wie es scheint, mit dem erregten Residuum dessen, was gebildet werden soll, zusammen, und beide veranlassen gemeinsam die Prozesse, die die vorhandene Gestalt in diejenige überführen, deren Residuum erregt worden ist.

Das ist zunächst ganz allgemein gesprochen und bedarf näherer Ausführung. Zunächst das Zusammenwirken von auslösendem Gestaltreiz und von erregtem Gestaltresiduum. Ich spreche hier von einem Zusammenwirken, weil es mir wahrscheinlich dünkt, daß beide in ähnlicher Weise in Verbindung treten, wie das zwischen dem auslösenden Reiz, bzw. der von ihm hervorgerufenen Erregung, und dem erregten Engramm beim Gedächtnis einzutreten pflegt. Ein Beispiel: wir treffen einen Bekannten, den wir vielleicht längere Zeit nicht gesehen haben. Ein großer Zusammenhang von Reizen wirkt auf uns ein und bewirkt die Erregung der Residuen der früheren

gleichartigen (d. h. teilweise identischen oder aber primär-ähnlichen) Wahrnehmungen. Die Selbstbeobachtung des entsprechenden psychischen Vorgangs zeigt uns, daß der neue Eindruck mit den geweckten früheren Eindrücken zu einem Erlebnis zusammentritt, das man als Erkennen bzw. Wiedererkennen bezeichnet.

Den physiologischen Elementen des Vorganges, der Reizkomponente und den Residualelementen, entsprechen also auch psychologisch 2 Integranden, die wir in der Terminologie B. Erdmann's als „Perceptions-" und „Apperceptionsmasse" unterscheiden können (1886, p. 336 ff., 1901, p. 150, 317—318 u. 465 bis 468). Perceptions- und Apperceptionsmasse addieren sich nicht einfach zu dem resultierenden psychischen Vorgang, sondern wirken derartig zusammen, daß man sie meist in dem psychologischen Erlebnis nicht unvermittelt nebeneinander empfindet und daß sie sich nur in abstracto trennen lassen. Perceptions- und Apperceptionsmasse gehen eine jener für das Psychische so charakteristischen Verbindungen ein, die Stuart Mill nicht unzutreffend durch das Wort „mental chemistry" charakterisierte. Der Vergleich mit der chemischen Verbindung, die nicht wie die mechanische Mischung die einzelnen Bestandteile noch unverändert zu erkennen gibt, liegt in der Tat nahe. Deshalb reden einige Psychologen von einer Verschmelzung von Perceptions- und Apperceptionsmasse (vgl. B. Erdmann, 1886, p. 397 ff.; 1897, p. 157, 155—158; 1901, p. 150, 317 u. 467; H. Höfding, 1889, 1890, 1893 und 1901). Dieser Vorgang der Zusammenwirkung von Perceptions- und Apperceptionsmasse wird als „Apperception" bezeichnet. Damit ist aber der ganze Prozeß der Reproduktion noch nicht vollständig beschrieben. Es kommt noch hinzu, daß die apperceptiv erregten Residuen, also die Apperceptionsmasse, nun ihrerseits durch Assoziation andere Residuen in Erregung versetzen. Diese Erweiterung kann sich auf Grund von Ähnlichkeit vollziehen: der Anblick einer Farbennuance oder einer Figur kann apperceptiv die Residuen entsprechender früherer Wahrnehmungen wecken, und diese können durch „Ähnlichkeits-Assoziation" (besser -Reproduktion cfr. Erdmann, z. B. 1901, p. 318, 440, 467—468 u. andere; auch Semon) die weitere Reproduktion von Vorstellungen ähnlicher Nuancen bzw. Figuren nach sich ziehen.

In den meisten Fällen aber kommt eine „assoziative Ergänzung" (Erdmann, 1901, p. 150, 318) von Perceptions- und Apperceptionsmasse dadurch zustande, daß die letztere so gut wie immer nicht ein vereinzeltes, selbständig dastehendes Residuum darstellt, sondern

in einem „Verflechtungszusammenhange“ vorhanden ist, der unter den betreffenden Residuen besteht, weil die entsprechenden Wahrnehmungen in einem ähnlichen Zusammenhange auftraten. Die Residuen der Apperceptionsmasse ziehen dann also in mehr oder weniger vollständiger Weise die Reproduktion des ganzen Komplexes nach sich — durch Kontiguitätsassoziation oder, besser ausgedrückt, dadurch, daß sie mit diesem ganzen Komplex in ein und demselben assoziativen Verflechtungszusammenhang gegeben sind (B. ERDMANN, 1886, p. 408; 1896, p. 34; 1901, p. 150, 440, 467 usw.).

R. SEMON hat den großzügigen Versuch gemacht, die Zusammenwirkung von Wahrnehmungen und Vorstellungen unter einem vereinheitlichenden, einfacheren Gesichtspunkt darzustellen (1904, 1908, 1909). Er ist der Meinung, daß ein prinzipieller Unterschied von Empfindung (Wahrnehmung) und Vorstellung (soweit das psychische Erlebnis in Frage kommt) nicht besteht (vgl. auch ERDMANN's entsprechend erweiterte Definition von „Vorstellung“, 1886, p. 336; 1896, p. 359, 360 u. 1901 p. 465), und bezeichnet daher die ersteren als originale, die letzteren als mnemische Empfindungen (1909, p. 18—21). Die psychische Zusammenwirkung von entsprechenden Wahrnehmungen und Vorstellungen auf Grund von entsprechenden Reiz- und Residualkomponenten (= Engrammen) wird von ihm als „Homophonie“ bezeichnet (1908, p. 204, 201—209 ff.). Die Milderung des Gegensatzes von Wahrnehmung und Vorstellung legt aber für SEMON den Gedanken nahe, daß es nicht nur eine Homophonie zwischen originalen und mnemischen Empfindungen (bzw. Reizen) gibt, sondern ebenso eine Homophonie von ausschließlich mnemischen Empfindungen (bzw. Erregungen) und daß auch ein ganz entsprechendes Zusammenklingen von Originalempfindungen (1909, p. 98 ff.) unter sich möglich sein muß. So werden die Zusammenwirkung zweier Eindrücke beim binokularen Sehen und beim diotischen Hören unter demselben Gesichtspunkt betrachtet wie die mnemischen Homophonien. Die Homophonie der Originalempfindungen ist experimentell am genauesten studiert worden.

SEMON bestreitet auf Grund mancher Erfahrungen über originale und mnemische Homophonie, daß eine wirkliche Verschmelzung bei der Homophonie stattfindet (1909, p. 270 ff.). In der Tat läßt sich mancherlei dafür anführen, daß die einzelnen Elemente durch den Prozeß ihre Selbständigkeit nicht verlieren. Den Vereinheitlichungsvorgang, den die Psychologen mit dem Wort „Verschmelzung“ andeuten wollen, leugnet SEMON indessen nicht, er gebraucht dafür den Ausdruck „Deckung“.

Die Deckung kann bei der Homophonie mehr oder weniger vollkommen sein. Neben der Deckung zahlreicher, übereinstimmender Elemente, die dadurch eine „Vividitätssteigerung“ (l. c. p. 94 ff., 286 ff.) erfahren, pflegt eine gewisse Inkongruenz in anderen Punkten bestehen zu bleiben. Diese „ungleichartigen Bestandteile treten bei der Homophonie mehr oder weniger deutlich in Opposition und ergeben dabei häufig Empfindungen besonderer Art, die wir als Empfindungsdifferentiale bezeichnen“ (1909, p. 258—259). Tiefenwahrnehmung und Wiedererkennen geben ein Beispiel für ein solches Empfindungsdifferential bei originaler, bzw. mnemischer Homophonie.

Es kann nun die Aufmerksamkeit bei Homophonie entweder mehr auf die sich deckenden gleichartigen Bestandteile oder aber auf die ungleichartigen gerichtet sein, danach unterscheidet Semon „nicht differenzierende“ und „differenzierende Homophonie“. Die erstere bildet mit ihrer auffallenden Vividitätssteigerung der übereinstimmenden Teile ähnlicher Empfindungen die Grundlage der primitiven, nicht sprachlichen Abstraktion, die nicht an die Sprache gebunden ist und, wie schon D. Hume andeutete, auch den höheren Tieren zukommt. Die differenzierende Homophonie ergibt als Empfindungsdifferential die Bekanntheitsempfindung (Wiedererkennen), die zuweilen mit Ungleichheitsempfindung einhergehen kann und dann die Grundlage des (bekanntlich äußerst genauen) simultanen Vergleichs wird (1909, Kap. 5, 16 u. 17).

Die assoziative Ergänzung wird von Semon — abgesehen von der „Ähnlichkeits-Assoziation“ (besser -Reproduktion), die er für nicht irreduzibel hält — in ähnlicher Weise aufgefaßt wie von B. Erdmann. Auch bei ihm wird die Kontiguitätsassoziation darauf zurückgeführt, daß die einzelnen Erregungen in großen Komplexen zusammengegeben sind und als solche auch engraphisch werden. Vgl. Semon's „ersten mnemischen Hauptsatz“ der „Engraphie“ (1909, p. 146 u. 371).

Nun ist noch einmal zu bedenken, daß diese psychologischen Ausführungen nicht lediglich psychologische Bedeutung haben. So wie B. Erdmann entsprechend der psychischen Perceptions- und Apperceptionsmasse eine rein physiologische Reiz- und Residualkomponente mit Recht annehmen mußte, so braucht auch Semon in seinen Ausführungen für „Empfindung“ nur „Erregung“ zu setzen, um wenigstens in den Grundzügen das physiologische Geschehen zu charakterisieren, das mit dem psychischen verknüpft ist. Wir sahen nun oben, daß sich das Grundschema des mnemischen

Reproduktionsgeschehens weit über diejenigen Vorgänge hinaus verfolgen läßt, die in uns selbst mit oberbewußten psychischen Erlebnissen verknüpft sind. Wir fanden es weiter wahrscheinlich, daß die erbliche Repräsentation der Form nach Art von Residuen (Engrammkomplexen) von Gestalten am besten verstanden werden kann. Endlich kamen wir zu der Vorstellung, daß wohl eine ganze Reihe solcher Formengramme angenommen werden muß, eine Reihe, deren einzelne Glieder den aufeinanderfolgenden Stadien der Entwicklung des Kalkgebildes entsprechen. Während der Entwicklung des Spiculums treten nun durch den Gestaltreiz der Entwicklungsstadien die den Engrammen entsprechenden Originalerregungen auf, und wir hatten schon vermutet, daß der Fortschritt der Bildungsprozesse auf eine Zusammenwirkung dieser Originalerregungen mit den geweckten Residuen zurückgeführt werden kann.

Auf Grund unserer Erörterungen über den Prozeß der Zusammenwirkung von Reiz- und Residualkomponente, von originalen und mnemischen Erregungen können wir jetzt diese Andeutung weiter ausführen. Durch den Gestaltreiz eines bestimmten Entwicklungsstadiums werden das Gestaltresiduum(-engramm) der entsprechenden Form wie auch der folgenden, ähnlichen Form geweckt und ganz entsprechende Vorgänge eingeleitet wie bei dem physiologischen Vorgang bei Apperception und Reproduktion. Es wird, um mit Semon zu reden, zu mnemischer Homophonie kommen und zu einer Deckung der gleichartigen Bestandteile von Originalerregung (Gestaltreiz des Entwicklungsstadiums) und den erregten Engrammen. Neben dem genau entsprechenden Engramm des Stadiums (das wahrscheinlich schon etwas früher erregt wurde) wird aber sehr wahrscheinlich schon das ganz ähnliche Residuum des folgenden Stadiums geweckt werden, und dieses Engramm zeigt neben den übereinstimmenden Merkmalen eine Reihe von Besonderheiten, die nun bei etwas differenzierender Homophonie als „Erregungsdifferential“ bezeichnet werden und in Wirksamkeit treten können. Die Verschiedenheit, das Erregungsdifferential, betrifft nun natürlich gerade diejenigen Stellen, an denen etwas Neues gebildet werden muß; denn an diesen Punkten unterscheidet sich das folgende Entwicklungsstadium gerade von dem vorhergehenden. Wieso es kommt, daß die Verschiedenheit, die die betreffenden Punkte „betrifft“, nun auch gerade an diesen Punkten wirkliche Neubildung veranlassen kann, soll weiter unten verdeutlicht werden.

Zunächst bleibt für uns festzuhalten, daß wir den

ganzen Formbildungsprozeß in einzelne Schritte zerlegen können, von denen jeder zur Beseitigung einer Inkongruenz bei mnemischer Homophonie von Erregungen dient. Beseitigung einer Inkongruenz bei mnemischer Homophonie ist nun nach den Ausführungen von Semon für das ganze Regulationsgeschehen charakteristisch (vgl. 1908, p. 216 u. 236 ff.). In unserem Falle zeigt sich deutlich, daß das nicht nur für anormalen, sondern in ganz analoger Weise für den normalen Ablauf gilt. Jedes Entwicklungsstadium unserer Kalkkörper bedingt die Ekphorie des entsprechenden Engrammes und des folgenden, etwas abgeänderten Engrammes. Die Inkongruenz der sich dadurch ergebenden Homophonie wird durch Kalkablagerung, die den Erregungsdifferentialen entspricht, beseitigt. Dadurch ist aus dem einen Entwicklungsstadium eines Kalkkörpers ein weiteres geworden, das nun seinerseits das folgende Gestaltresiduum erregt und mit ihm zu differenzierender Homophonie kommt. Auch diese Homophonie wird durch entsprechende morphogene Elementarprozesse beseitigt, und so geht es weiter, bis endlich die definitive Form und damit auch vollständige Homophonie erreicht ist.

Beim regulativen Geschehen liegen die Dinge ganz entsprechend. Der unter anormalen Verhältnissen auftretende originale Gestaltreiz ist von dem zu dem entsprechenden normalen Reiz gehörigen Residuum stärker verschieden als ein normaler Gestaltreiz von dem „folgenden“ Residuum. Beim regulativen Geschehen ist also die Inkongruenz bei der Homophonie beträchtlicher. Gleichwohl gelingt es in den meisten Fällen diese Inkongruenz kleiner und kleiner zu machen. Wenn alle einzelnen morphogenen Reaktionen so stattfinden, daß sie zur Verminderung der jeweiligen Inkongruenz beitragen, so ist ja klar, daß das von anormalen Anfangsstadien ausgehende Spiculum sich doch in seiner Weiterbildung mehr und mehr der normalen Form nähern muß. So wird unsere oben mehrfach betonte Beobachtung: die Ausgleichung der Anormalitäten in Richtung der normalen definitiven Form, verständlich. Daß in unserem Falle die Regulation nicht zu vollständig normalem Ergebnis führen kann, ist aus der Natur der Sache begreiflich: das im Anfang Verbildete bleibt

bestehen, es ist in festem, unplastischem Kalk einmal da (vgl. Fig. K und N); aber charakteristisch ist eben auch für diese Regulationen an starrem Material, daß ein anfänglicher Fehler nicht „fortzeugend Böses" — will heißen mehr und mehr Anormales — gebären muß. Dieses augenscheinliche „Streben" zum Normalen wird also durch die, auch bei anormalen direkten Reizen immer normal bleibenden, mnemischen Residuen von der normalen Gestalt (und ihren Entwicklungsstadien) bedingt und zwar durch die mnemische Homophonie, bei der die Inkongruenzen, die Unterschiede von dem zu Erreichenden, wie bei zwei zur Deckung gebrachten ähnlichen Figuren hervortreten und nun die notwendigen morphogenen Prozesse bestimmen können.

Nebenbei mag bemerkt werden, daß die „Ekphorie" der einzelnen Residuen in der richtigen Reihenfolge auch bei ziemlich weitgehenden Störungen gut gesichert ist; denn man muß bedenken, daß einerseits die originalen Erregungen, daneben aber auch noch die vorhergehenden Glieder der Residuenreihe selbst ekphorisch auf die folgenden wirken können. Wieweit das allerdings in unserem Falle möglich ist, steht dahin. Ich glaube nicht, daß normalerweise die mnemische Reihe bei unserem Objekt selbständig erheblich weit ablaufen kann; denn wenn das der Fall wäre, so müßte man gelegentlich morphogene Teilreaktionen, die gewöhnlich erst später ablaufen, gleichzeitig mit früheren auftreten sehen. Man findet auch solche Heterochronien, aber nur an verschiedenen Teilen eines Kalkkörpers. Dagegen habe ich nicht beobachtet, daß in einer Reihe von morphogenen Prozessen, ein späterer eher auftreten könnte als ein gewöhnlich früherer.

Das Resultat der Betrachtungen unserer letzten Abschnitte ist also, daß sowohl die Regulation wie die normale Formbildung sich am besten erklären, d. h. mit anderen Tatsachen in Zusammenhang bringen und derselben Gesetzmäßigkeit unterordnen lassen, wenn wir annehmen, daß die einzelnen Schritte der Formbildung ausgelöst werden durch die Inkongruenzen, die bei der mnemischen Homophonie von den originalen Erregungen und den erregten Residuen auftreten. Bei der Formregulation sind diese Inkongruenzen bedeutend, wegen der anormalen Form eines Entwicklungsstadiums; bei der normalen Bildung von Anker und Platte sind sie weniger beträchtlich, aber bestimmt

festgelegt. Sie bestehen hier in dem Erregungsdifferential zwischen dem Gestaltreiz eines normalen Entwicklungsstadiums (genauer: zwischen der davon herrührenden Originalerregung) und dem erregten Engramm der folgenden Entwicklungsstufe.

Nunmehr kommen wir dazu, das nachzuholen, was wir bereits oben versprochen haben, eine Erörterung der Frage:

Warum wirken die Erregungsdifferentiale, die sich bei der Homophonie ergeben, gerade auf diejenigen Teile des in Entwicklung begriffenen Kalkkörpers, an denen die zu dem nächsten Stadium führenden Neubildungen anzusetzen haben?

Wir sahen schon, daß sich die Inkongruenzen zwischen den originalen, von dem Bildungsstadium bzw. den Teilen desselben ausgehenden Erregungen mit dem folgenden Engramm auf diejenigen Stellen „beziehen", deren Umbildung dann notwendig ist. Aber mit dem Worte „beziehen" ist für das Verständnis der eigentlichen Auslösung der notwendigen Reaktion wenig gesagt. Man kann Residuen nicht einfach als Formen betrachten, als Matrizen, die wie ein Schatten das in Bildung begriffene Spiculum umgäben, an einigen Stellen darüber hinausreichten und nun an diesen Stellen die Ablagerung von Kalk veranlaßten. So einfache Vorstellungen über die Natur der Engramme geben sicher ein unrichtiges Bild. Wie sollte ein solches Engramm aus den einzelnen Zellen, die das Syncytium von Anker und Platte bilden, hervorgegangen sein! Es ist kaum denkbar, daß es sich stückweise zusammengesetzt hat. Wenn es aber aus einer Zelle stammte und sich später vergrößerte, so muß man weiter fragen, wie konnten alle die Formenschatten in der befruchteten Eizelle stecken, oder wie konnten sie sich aus einem einzigen bei den Zellteilungen der Ontogenese hervorbilden, ohne durch diese Teilungen ihre mehrdimensionale spezifische Ausbildung zu verlieren! Man erkennt ohne weiteres, wie eine solche Vorstellung sofort zu den Schwierigkeiten führte, die Driesch (1901, p. 170 ff.) wohl als erster allgemein betont hat. Bekanntlich ist Driesch durch die Unmöglichkeit, sich die Teilung eines materiellen, dreidimensional verschiedenen Gebildes zu formgleichen Teilen vorzustellen und die Differenzierung harmonisch-aequipotentieller Systeme auf lediglich physiko-chemischer Basis zu begreifen, zu der Annahme gekommen, die in solchen Fällen im Organischen wirksamen Mannigfaltigkeiten

müßten „intensiver“ und nicht „extensiver“ Natur sein (1909, Vol. 2, p. 199 etc.).

Nun könnte man hier einwenden, daß die Ankerplatte nur ein zweidimensional mannigfaltiges Gebilde sei. Dies ist aber nicht der Fall. Sowohl der sich aus der Ebene erhebende Bügel wie auch die Zähnchen der Platten, die senkrecht zur Plattenebene regelmäßig in verschiedener Richtung weisen können (vgl. Fig. D a), zeigen das Gegenteil. Auch ist der Anker deutlich nach drei Dimensionen in spezifischer Weise ausgebildet, und wir sahen schon oben, daß Anker und Platte in einem Korrelationsverhältnis stehen, das ganz dem der einzelnen Teile der Platte untereinander entspricht. Man kann also Anker und Platte in dieser Richtung als ein Ganzes betrachten, als ein Ganzes, bei dem dann natürlich die spezifische Gestaltung in drei Dimensionen besonders auffallend ist. In der Tat läßt sich auch kaum ein anderes Beispiel finden, das die Annahme einer intensiven Mannigfaltigkeit in ähnlicher Stärke suggeriert wie die Vorgänge, die wir in dieser Abhandlung verfolgt haben.

Wir wollen indessen die Berechtigung solcher vitalistischen Annahmen beiseite lassen und uns damit begnügen, auf die Notwendigkeit hingewiesen zu haben, die erbliche Anlage der Plattenform bzw. ihrer Teilbezirke nach Art der Formresiduen im Gehirn zu denken. Es ist bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse schlechterdings unmöglich, etwas Bestimmtes über die Natur der Engramme auszumachen. Die Ähnlichkeit mit den Gedächtnisresiduen läßt aber den Schluß zu, daß die mnemische Erregung des Residuums ein ähnlicher Prozeß und eine ähnliche Mannigfaltigkeit sein muß wie die originale Erregung von dem Gestaltreiz eines Entwicklungsstadiums der Kalkplatte. Diese Ähnlichkeit muß sich auch auf das Moment der Ganzheit ausdehnen, das in einem Komplex von Eindrücken steckt, auf die seltsame, aber unzweifelhaft gewisse Tatsache, daß — wie die Beobachtung des eigenen Psychischen zeigt — die Elemente eines Eindrucks nicht nebeneinander liegen, wie man sich Eisenstücke oder Atome nebeneinander liegend denken mag, sondern daß die einzelnen Elemente in einer primitiven Beziehung zueinander bewußt werden, einer Beziehung, die von den bekannteren, sekundär-assoziativen Verbindungen wohl zu unterscheiden ist. Mit dieser Beziehung muß der Naturforscher wegen ihrer Einflußnahme auf das objektive Geschehen rechnen, mag er sie nun (wie der Vitalist und Anhänger der Wechselwirkungstheorie) nur dem metamechanischen (Psychoid bzw.) Psychischen zuschreiben oder aber (wie

der Vertreter eines psychophysischen Parallelismus) wohl oder übel im physikochemischen Geschehen des Gehirns suchen müssen.

Mehr können wir über die Natur der Residuen nicht sagen. Ich will an dieser Stelle noch einmal ausdrücklich betonen, daß ich nicht etwa annehme, das Engramm zeige eine spezielle Übereinstimmung mit unserer Vorstellung bzw. dem zugehörigen Residuum von einer Ankerplatte. Unsere Vorstellung geht auf optische Eindrücke zurück. Diese fehlen dem Syncytium vollständig, und so können auch die Residuen keine speziell optische Natur aufweisen. Man muß aber wohl bedenken, daß es durchaus nicht der Gesichtssinn allein ist, auf den sich eine Formvorstellung gründen kann. Auch der Tastsinn kann Formreize übermitteln und dadurch auch Formvorstellungen erzeugen. In der Tat ließe sich das Engramm des Syncytiums vielleicht schon mehr mit dem Gedächtnisresiduum vergleichen, das in uns etwa dadurch gebildet werden kann, daß wir eine bestimmte Form, ohne sie zu sehen, mehrfach auf die Handfläche drücken. Man denke sich z. B. das Experiment mit einer vergrößerten Nachbildung einer Ankerplatte gemacht. Die Residuen eines solchen Tasteindruckes ließen sich wahrscheinlich schon etwas eher mit den Engrammen in den Anker- und Ankerplatten-Syncytien vergleichen; denn vielleicht ist der Gestaltreiz eines Kalkkörpers nicht ganz unähnlicher Natur. Es ist selbstverständlich, daß auch damit keine nähere Verwandtschaft bestehen kann; denn unser Tasteindruck hängt in seiner Qualität von der Natur unserer Tastreizreceptoren in der Haut ab, und die speziellen Bedingungen dieser Aufnahmeapparate fehlen natürlich unserem Syncytium. Die optische Vorstellung etwa von einem Anker und die Tastvorstellung, bzw. die entsprechenden Residuen, die man etwa nach der oben angegebenen Weise erzeugen könnte, zeigen neben den besonderen Charakteren, die mit der Verschiedenheit der Sinnesgebiete in Zusammenhang stehen, einige gemeinsame Züge, so z. B., daß sie beide einen einheitlichen Gestalteindruck darstellen, dessen einzelne Elemente nicht durcheinanderfließen, sondern in fester Anordnung und Beziehung auch in der Erinnerungsvorstellung erhalten bleiben. Diese gemeinsamen Züge werden dann, selbst oder in ihrem physiologischen Korrelat, der erblichen Repräsentation der Ankergestalt in den Syncytien schon etwas näher kommen. Natürlich bleiben aber auch

in einer solchen abstrakten Vorstellung bzw. ihrem event. physischen Korrelat immer noch Elemente, die mit den speziellen Bedingungen des menschlichen Nervensystems zusammenhängen. Nur muß ich den vielleicht bei manchem Leser auftauchenden Einwand bestreiten, daß ein von zahlreichen Nervenzellen und Aufnahmeapparaten (der Retina, der Hand und dem Gehirn) vermittelter komplizierter Gestalteindruck bei einem zusammenhängenden Syncytium nicht möglich wäre. Doch soll dieses Bedenken, über das der Leser schon auf Grund früherer Bemerkungen zu einem richtigen Urteil gelangen kann, erst am Ende unserer Ausführungen noch einmal beleuchtet werden.

Aber auch das Wenige, was wir mit einiger Bestimmtheit über die Natur der Formresiduen in dem Anker- und Ankerplatten-Syncytium angeben können, genügt, um uns ein Bild machen zu können darüber, wie es kommt, daß die Empfindungs- bzw. Erregungsdifferentiale, die sich auf diejenigen Teile „beziehen", an denen die Weiterbildungen ansetzen müssen, nun auch wirklich an diesen Stellen den Fortgang der Gestaltbildung veranlassen. Wir sahen, daß das auf das erreichte Kalkkörper-Entwicklungsstadium in der Residuenreihe folgende Engramm sich nicht wie ein Mantel um das Spiculum legen kann, als ein Mantel, der nur an den Stellen klaffte, an denen die weitere Kalbablagerung stattfinden muß. Eine so naive Vorstellung würde sicher nicht zutreffen. Aber halten wir fest, daß, wo und wie auch immer das Residuum vorhanden sein mag, jedenfalls immer differenzierende Homophonie zwischen der von der Gestalt des Entwicklungsstadiums herkommenden Erregung und dem erregten Engramm des folgenden zustande kommt. Nun wollen wir einmal beachten, daß fast an der ganzen Oberfläche des Anker- oder Plattenentwicklungsstadiums eine leichte Kalkanlagerung durch Tätigkeit des Plasmas stattfindet. Man kann weiter, ohne allzu hypothetisch zu werden, annehmen, daß in dieser allgemeinen oberflächlichen Kalkablagerung fortwährend kleine Schwankungen stattfinden, derart, daß dieselbe bald hier, bald dort voraneilt oder zurückbleibt.

Man kann das Vorkommen derartiger Schwankungen sogar sehr wahrscheinlich machen. Ich hatte leider noch nicht Gelegenheit zu versuchen, ob es gelingt, an ein und demselben Kalkkörper während des Lebens des Tieres Schwankungen im Wachstum direkt nachzuweisen. Ein solcher Versuch stößt sicher auf gewaltige Schwierigkeiten. Indessen läßt sich z. B. an Primärkreuzen ein und desselben Hautstücks zeigen, daß bald das eine, bald das andere Ende gegen-

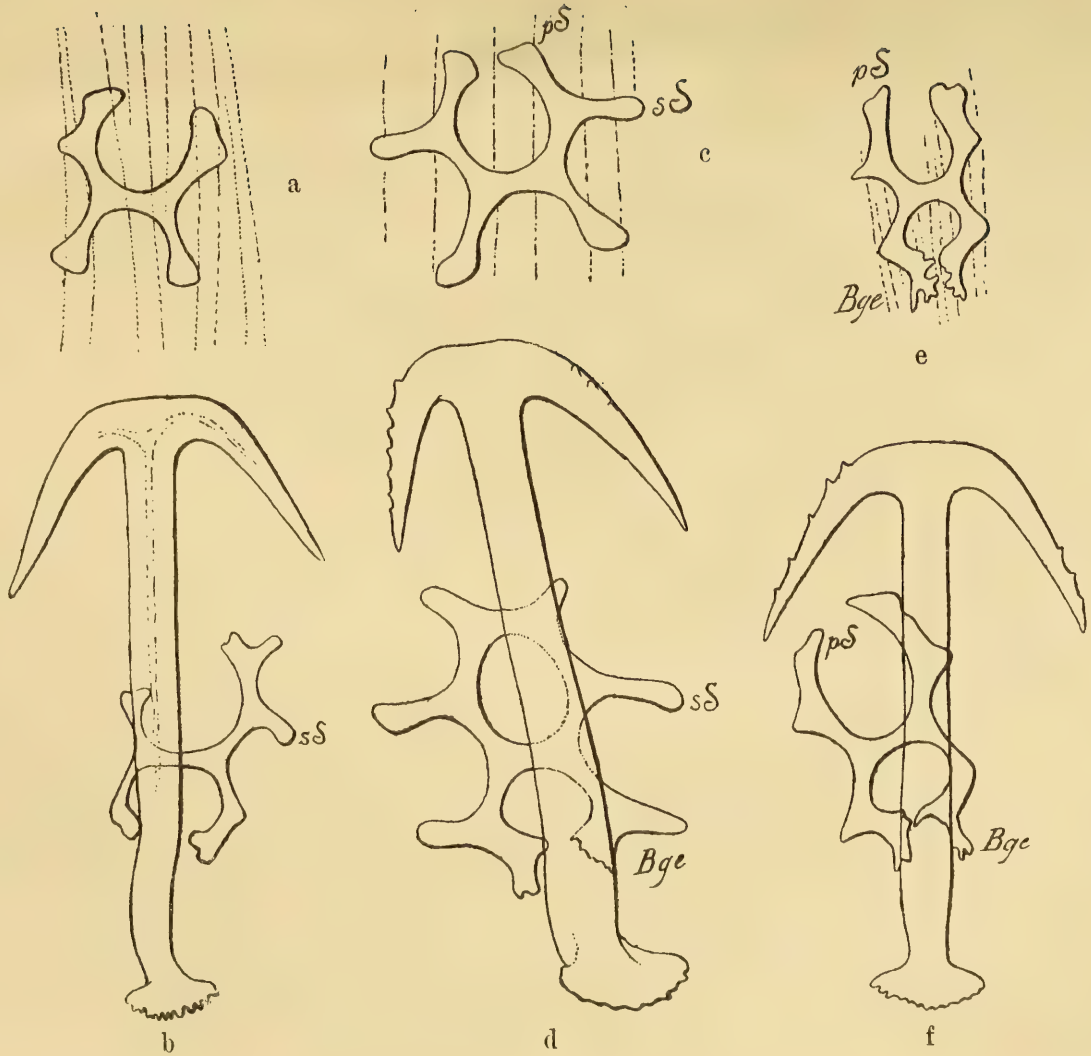


Fig. R zeigt die Schwankungen in dem Auftreten der ersten Differenzierungen der Plattenanlage. In a ist der linke obere Arm des Primärkreuzes vorangeeilt. In b ist der rechte obere Arm bedeutend voraus. In c u. d sind die sekundären Symmetriehörner früher erschienen als die Anfänge des Bügelendes und fast gleichzeitig mit den primären Symmetriehörnern. Dagegen zeigen e u. f ein starkes Zurückbleiben der sekundären Symmetriehörner gegenüber den primären und sogar gegenüber der Bügelendanlage. In g sind die primären Symmetriehörner, die sonst immer zuerst auftreten, gegenüber den ersten Bügelendfortsätzen zurück. Alle Stadien sind von *Leptosynapta bergensis*. 180 : 1.

über einem idealisierten Vorbild voraus ist (Fig. Ra). Solche Verschiedenheiten liegen durchaus in dem Bereich des Normalen und machen es sehr wahrscheinlich, daß auch bei ein und demselben Spiculum Verzögerungen und Beschleunigungen bald am einen, bald am anderen Ende auftreten können. Nicht gar zu selten werden solche Abweichungen vom normalen idealisierten Vorbild erheblich größer. Sie liegen aber auch dann meist in Richtung der normalen Plattenbildung und brauchen das Erreichen des richtigen Zieles noch nicht auszuschließen (Fig. R b, g). Schön demonstrieren lassen sich die vorkommenden zeitlichen Schwankungen in der Anlage durch einen Vergleich der Figg. R c, e und d, f. Bei c sind die sekundären Symmetriehörner vor dem Beginn der Bügelendanlage entstanden (normal), wogegen sie bei e noch fehlen, obwohl das Bügelende unverkennbar schon in Bildung begriffen ist. Bei d ist der Verschluß des ersten Hauptloches dem Bügelende voraus, bei f ist die Sache umgekehrt. Dazu kommt auch hier die Verschiedenheit im Auftreten der äußeren Symmetriehörner. Ich glaube, daß das Vorkommen solcher Verschiedenheiten bei verschiedenen Platten und daß ferner das nicht seltene Vorauseilen einer Seite eines Spiculums gegenüber einer anderen Seite desselben Körperchens es sehr wahrscheinlich machen, daß bei den einzelnen Spiculaindividuen auch kleine unauffällige Schwankungen in der Wachstumsgeschwindigkeit stattfinden. Diese Schwankungen sind natürlich normalerweise viel kleiner als diejenigen, die wir an Figuren demonstrieren konnten. Die anormalen Ungleichheiten unserer Figuren sind vielleicht nichts anderes als gelegentliche Übertreibungen der kleineren normalen Vorkommnisse.

Nun ist klar, daß diese gelegentlichen Schwankungen die Homophonie von originaler und mnemischer Erregung beeinflussen müssen. Alle diejenigen kleinen derartigen Schritte der Formbildung, die nach Ort des Auftretens usw. so beschaffen sind, daß sie die Bildung der Form in Richtung der definitiven Gestalt fördern, werden die Inkongruenz der mnemischen Homophonie verringern, während umgekehrt alle kleinen Schritte, die — ohne über den definitiven Plattenumriß hinauszugehen — die in den Residuen festgelegte richtige Proportionalität der Teile der Entwicklungsstadien stören, die Inkongruenz und Erregungsdifferentiale der Homophonie vergrößern werden. Wir brauchen nun weiter nur noch anzunehmen, daß bei dem Auftreten einer deutlichen Verminderung der Erregungsdifferentiale alle und be-

sonders die wesentlich voraneilenden Prozesse gefördert und daß umgekehrt bei Vergrößerung der Inkongruenz eine Hemmung der Kalkbildung und besonders der gerade schneller verlaufenden morphogenen kleinen Teilprozesse stattfindet. Man sieht, daß auf diese Weise eine Hemmung der unrichtigen und eine Förderung der kleinen richtigen Kalkablagerungen stattfinden muß, die den ganzen Verlauf der Formbildung immer in der richtigen Bahn hält und zum definitiven Ziele führt. Man könnte einwenden, daß wahrscheinlich mit einem richtigen Teilprozeß in der Kalkablagerung gleichzeitig an anderer Stelle so und so viele falsche verbunden sein müßten und daß nun mit dem richtigen zugleich auch die verkehrten gefördert würden. Dem läßt sich aber entgegenhalten, es sei nicht unmöglich, daß die hervorragenderen Schwankungen nicht so häufig sein werden, daß mehrere zugleich auftreten. Auch kann man sich unschwer vorstellen — diese Vorstellung macht auch der physikochemischen Auffassung keine Schwierigkeiten —, daß die Förderung oder Hemmung sich ungefähr proportional der Größe eines Teilprozesses der Kalkablagerung vollzieht. Es würde dann der größeren Schwankung, die bei der Homophonie den Ausschlag zur Förderung oder Hemmung gab, auch eine entsprechend stärkere Förderung und Hemmung entsprechen, so daß die kleineren gleichzeitigen fehlerhaften Kalkablagerungen dagegen nicht in Betracht kämen. Gegenüber der starken Wachstumsförderung an einem Gabelastende könnte z. B. eine damit verbundene nicht zielmäßige Förderung einer kleinen Schwankung an der Seite einer der Maschen des Gitterwerkes nicht viel schaden. In dem Momente natürlich, wo die Vergrößerung der Inkongruenz bei Homophonie über die gleichzeitigen Verringerungen derselben überwiegt, tritt dann sogleich Hemmung an Stelle der Förderung ein, bis die gelegentlichen Schwankungen andere geworden sind.

Ich glaube, daß man in der angedeuteten Weise zu einer annehmbaren Vorstellung über die Art der Leitung gelangen kann, die von den erblichen Engrammen über die Formbildung ausgeübt wird. Man könnte sich die Sache freilich einfacher machen, wenn man im Sinne von Driesch das die Entwicklung leitende Etwas als eine „intensive Mannigfaltigkeit“ (1901, p. 192; 1905b, p. 230; 1909, Vol. 2, p. 137 ff.) auffaßt, die die Fähigkeit besitzt, mögliches Geschehen zu suspendieren und wieder freizulassen (1909, Vol. 2, p. 181 ff., 221 ff. usw.). Diese Darstellungs-

weise würde zu den vorliegenden Verhältnissen nicht übel passen, aber sie würde nicht deutlich machen, wie jener Faktor es anfängt, gerade an den richtigen Stellen Geschehen zu suspendieren bzw. freizulassen. Es würde nicht klar werden, wie die nicht räumliche intensive Mannigfaltigkeit die richtige Beziehung zu den räumlichen, an bestimmten Stellen erforderlichen Arbeiten bekommt (vgl. Driesch 1909, Vol. 2, p. 238 ff.).

Aus diesem Grunde halte ich die von mir gegebene Erklärung für besser als die Betrachtungsweise, die sich aus den Anschauungen von Driesch ergibt.

Die Auslösung durch Epidermisfalten, Anker und Gestaltreize der Platte unter demselben Gesichtspunkt betrachtet. Deutung einiger Anormalitäten. Gesamtresiduen und Teilresiduen.

Nun müssen wir uns darüber klar werden, daß die Wirkung des Gestalteindruckes der Platte sehr gut mit der Wirkung von Anker und kleinen Falteneindrücken Hand in Hand gehen kann und daß beide Arten der Beeinflussung nicht als heterogene Wirkungen nebeneinander stehen, sondern sich unter demselben Gesichtspunkt betrachten lassen. Man darf nicht glauben, daß die Plattenengramme ausschließlich durch die vorhergehenden Gestaltreize des betreffenden Plattenentwicklungsstadiums ausgelöst werden könnten. Wahrscheinlich sind gewisse Residuen der Ankerform mit bestimmten Teilen des Plattenengrammkomplexes in assoziativem Zusammenhang gegeben und können nun durch Auftreten des entsprechenden Originalreizes beim Anker mittelbar durch das apperceptiv erregte Ankerengramm mit erregt werden.

Wegen des assoziativen Zusammenhanges, der wahrscheinlich zwischen Anker- und Plattenengrammen besteht, betrachtet man zweckmäßig beide als Glieder eines einheitlichen Komplexes, der nun durch einen wiederauftretenden Teil des Originalreizes richtig geweckt werden kann. Wir sahen ja schon oben, daß die Wirkung des Ankers auf die Platte diejenigen Züge aufweist, wie die Beeinflussung eines Teiles der Platte durch den anderen. Daß z. B. die ersten Symmetriehörner immer dem Ankerbogen zugewendet sind, erklärt sich dann einfach dadurch, daß ein Totalengrammkomplex von Anker und Platte vorhanden ist und daß während der Entwicklung sofort eine große Inkongruenz der mnemischen Homophonie auftreten

würde, wenn diese ersten Symmetriehörner an anderer Stelle sich zu bilden beginnen würden. Die Wirkung des Ankers auf die Plattenanlage, auf Bügel- und freies Ende derselben lassen sich also auch nach dem allgemeinen Erklärungsschema verstehen.

Ganz Entsprechendes gilt von der Art der Wirkung, die die kleinen Hautfalten bei der ersten Orientierung des Ankers und der Platte ausüben. Der Formeindruck der Hautfältchen ist als Originalreiz immer in Zusammenhang mit den Gestaltreizen der richtig liegenden Primärstäbchen gegeben. Dem entspricht, daß das Residuum des Falteneindruckes mit in dem Residuenkomplex der Primärstäbchen vorhanden ist. Die Engramme von Falteneindruck und Primärstäbchen (sei es vom Anker oder von der selbständigen Platte) bilden zusammen einen zusammenhängenden Gestaltengrammkomplex, in dem auch die relative Lage, das parallel oder senkrecht dazu Liegen, repräsentiert ist. Durch den Falteneindruck der Körperwand wird dieser Gesamtengrammkomplex erregt, und nun wird uns klar, weshalb das Primärstäbchen des Ankers vom allerersten Anfang an nur in der Querrichtung wächst. Ein anderes Wachstum würde sofort eine starke Vergrößerung der Inkongruenz der mnemischen Homophonie zur Folge haben, und dadurch würde nach den Vorstellungen, die wir uns gebildet haben, das Wachstum an den zufällig bevorzugten Stellen aufgehoben werden. Das beschleunigte Wachstum würde aussetzen, bis gerade die richtigen Stellen des Kalkkörpers im Ansetzen von Kalk vorauseilten, und nun durch die Verringerung der Inkongruenz der Homophonie und das damit verstärkte Wachstum die richtige Orientierung des zum Stäbchen anwachsenden Kalkgranulums bewirkt wird.

Nun taucht natürlich wieder die schon oben berührte Frage auf, wie es kommt, daß das Ankerprimärstäbchen immer parallel, das Plattenprimärkreuz dagegen immer senkrecht zu den Hautfalten angelegt wird, obwohl doch beide Lagen, wie wir sahen, möglich sind. Zunächst liegt die Erklärung nahe, daß einfach aus einem parallel wachsenden Stäbchen immer ein Anker, aus einem senkrecht dazu orientierten eine Platte würde. Das ist aber nicht richtig; denn unsere Beobachtungen zeigten uns, daß auch aus einem um 90° gedrehten Stäbchen eine Platte werden kann. Wir bemerkten deshalb oben, daß die Beziehung zur Polarität nicht über das Einschlagen der Richtung: Ankerentwicklung oder Plattenentwicklung, entscheiden kann und daß trotzdem diese Entscheidung schon von vornherein getroffen ist. Nun sieht das Ankerstäbchen etwas anders aus als die erste Anlage der Platte, es hat z. B. ein knopfartig

verdicktes Ende. Vielleicht wird ein anfängliches Granulum einmal mehr dieses, ein anderes Mal mehr jenes Aussehen gewinnen, je nach den zufälligen Umständen. Und weiterhin könnte dann die zufällige Gestaltähnlichkeit bald den Ausschlag nach der einen, bald nach der anderen Seite geben. Aber selbst wenn sich der Anhänger der Polaritätshypothese zu dieser Anerkennung einer Gestaltwirkung bequemte, so wäre damit noch nicht erklärt, warum bei einem quer zur Längsachse liegenden Stäbchen so oft die Ankerlaufbahn und so selten die Plattenentwicklung bestimmt wird.

Auch auf diese Frage können wir jetzt eine klare Antwort geben. Die Entscheidung Platte oder Anker ist in der Tat schon ganz im Anfang gefallen, und sie wird gegeben durch die mehr oder weniger starke Erregung der Anker- oder der Plattenresiduen. Wir fanden, daß Anker- und Plattenresiduen einen großen Zusammenhang bildeten. Zu diesem Zusammenhang gehört einerseits die Reihe der Anker- und andrerseits die Folge der Plattenresiduen. Wir fanden schon, daß durchaus nicht immer die ganzen Reihen erregt sind, sondern daß die Erregung in diesen Reihen erst im Laufe der Formbildung allmählich fortschreitet. Ähnlich so sind auch im Anfang nicht gleich die ersten Residuen von Anker und Platte zusammen erregt. Normalerweise wird durch den Falteneindruck nur das erste Ankerengramm erregt werden. Dementsprechend wird normalerweise eben zuerst ein Anker gebildet. Es ist aber eine beim Reproduktionsgeschehen bekannte Tatsache, daß sich einmal gelegentlich in dem großen Verflechtungszusammenhang gleich zu Anfang andere Verbindungen als die der normalen Reihenfolge äußern können, und so kommt es denn auch vor, daß gleich durch die Faltenreize der Haut oder durch das auftretende erste, indifferente Granulum die ersten Plattenresiduen (besser Residuen der ersten Plattenentwicklungsstadien) erregt werden.

Durch genaue Analyse der Anormalitäten in der Anker- und Plattenbildung kann man in die Natur des großen Engrammkomplexes genau eindringen und zu wohlbegründeten Tatsachenschlüssen über die relative Festigkeit der einzelnen Verbindungen in dem großen Verflechtungszusammenhang gelangen. Es liegt hier ähnlich wie bei der Erbmasse, mit denen sich Bastard- und Chromosomenforschung beschäftigen. Obwohl sie nicht direkt zugänglich ist, gelingt es doch, über ihre Zusammensetzung aus einzelnen Einheiten ganz bestimmte Anhaltspunkte zu gewinnen. Denken wir in unserem Falle z. B. an die Verdoppelung des Bügelendes der Platte bei ent-

sprechender Verdoppelung des Handhabenendes beim Anker. Hier zeigt sich, daß die partielle Inkongruenz der Homophonie, die sich ergeben würde, wenn das überzählige Handhabenende des Ankers ohne Bügelende bliebe, mächtiger ist als diejenige, die sich durch das anormale Anwachsen eines zweiten Bügelendes mit den normalen Plattenengrammen bildet.

Auch die Anormalitäten von Anker und Platte allein geben mancherlei Anhaltspunkte. Wenn sich ein doppeltes Handhaben- oder Bogenende am Anker zufällig bilden kann, so beweist uns das, daß, nachdem einmal ein zweiter Teil sich angelegt hat, er sich durch Selbstdifferenzierung ruhig weiterbilden kann. Diese ruhige Weiterbildung zeigt aber, daß bei der Fortbildung nicht immer das Gesamtengramm von dem Anker bzw. der Platte wirksam ist, daß vielmehr bei der Ausgestaltung der einzelnen Teile oft auch die einzelnen Teilengramme mehr und mehr in den Vordergrund treten. Dadurch ergibt sich dann für die Teilbildungsprozesse der Charakter beschränkter Selbstdifferenzierung, auf den wir schon oben vielfach Gelegenheit hatten hinzuweisen.

Diese relative Selbständigkeit der Teilengramme läßt sich an Fig. R schön demonstrieren. So zeigt Rb ein Plattenentwicklungsstadium, bei dem die ganze rechte Seite in der Entwicklung erheblich voraus ist. Das gilt besonders für das dem Bogen zugewendete Ende dieser Seite. Wenn dieses Ende selbständig so weit vorauseilen konnte, so zeigt das, daß die Gestaltresiduen dieses Teiles selbständig erregt und wirksam werden können. Man könnte allerdings einwenden, daß es sich hier umgekehrt um irgendeine Hemmung der anderen Teile handelte. Aber dieser Einwurf gilt sicher nicht für alle ähnlichen Stadien. Wir haben oben schon Fig. Rc, d mit Re, f verglichen. Ein solcher Vergleich zeigt, daß die sekundären Symmetriehörner zuweilen früher, dagegen manchmal später angelegt werden können als die ersten Anlagen des Bügelendes. Hier könnte man vermuten, daß auch die Residuen der nachhinkenden Teile schon erregt waren, daß aber aus irgendwelchen Gründen das Wachstum an den betreffenden Stellen zurückblieb. Es ist mir aber wahrscheinlicher, daß in solchen Fällen die Ekphorie der betreffenden Teile des Gesamtengrammkomplexes verspätet worden ist. Fig. Rg wird auch wohl am besten in dieser Weise gedeutet. Hier ist die Bügelseite der Platte schon ziemlich vorgeschritten,

während an der anderen Seite noch nicht einmal die primären Symmetriehörner vollständig angelegt sind, die normal immer zuerst erscheinen. — Obwohl daher die normale Entwicklung in einigen Stadien ziemlich deutlich auf eine Erregung des ganzen Engrammkomplexes hinweist, scheinen mir die eben angeführten Tatsachen doch wahrscheinlich zu machen, daß zuweilen einzelne Teile des Gesamteindrucks einzeln und zu etwas verschiedener Zeit geweckt werden können. Dies steht übrigens mit der Analogie zum Gedächtnis in bestem Einklang. Auch dort kann ein Erinnerungskomplex, der häufig einheitlich reproduziert wird, in anderen Fällen bloß in einzelnen Teilen geweckt werden. Man kann sich an ein ganzes Gemälde erinnern, aber zuweilen tauchen nur einzelne Farben oder Köpfe eines Bildes in unserer Erinnerung auf. In unserem Falle sind auch die reproduzierenden Reize für eine Einzelreproduktion ebensogut geeignet. Ein Teil eines Entwicklungsstadiums erregt eben das Residuum des betreffenden Teiles vom folgenden Stadium. Wie beim Gedächtnis so wird auch bei unseren Gestaltbildungsvorgängen eine scharfe Grenze zwischen Reproduktion selbständiger Teile und einheitlicher Gesamtreproduktion kaum zu ziehen sein. Das geht unmerklich ineinander über. Wenn das Gesamtresiduum sehr kompliziert ist, so wird wahrscheinlich die Ekphorie oft mehr auf selbständiger Reproduktion der einzelnen Teile beruhen — obwohl auch dann noch, bei normalem Schritthalten der einzelnen Teilreproduktionen, eine gewisse Gesamtvereinheitlichung aller geweckten Residuen nicht geleugnet werden kann und z. B. in der Gestaltung des Plattenumrisses sogar wieder sehr deutlich hervortritt. Immerhin ist es notwendig sich durch eine genauere Überlegung darüber klar zu werden, daß es einer gewissen Einschränkung bedarf, wenn man von Residuen der ganzen Entwicklungsstadien redet, wie wir es der Klarheit der Darstellung zuliebe bisher meist getan haben.

Erörterung einiger Bedenken. Vergleich der Arbeit von Syncytium und Gehirn. Gestaltreize und Gestaltqualitäten.

Wenn man aus unseren bisherigen Erörterungen den Eindruck gewonnen hat, daß die hier entwickelten Vorstellungen der Erklärung unseres besonderen Gegenstandes gute Dienste tun, so sind doch sicherlich noch allerhand Bedenken zu beseitigen, die über die

Fundierung unserer Deutung auftauchen können. So müssen wir noch einmal auf die Verschiedenheit der Bedingungen zurückkommen, unter denen die Engramme im Gehirn und in dem Anker- und Plattensyncytium sich befinden. Die Mannigfaltigkeit der Reize, die eine komplizierte Originalerregung und ein entsprechendes Engramm im Gehirn veranlassen, werden fast immer durch eine große Zahl von einzelnen Receptoren und Nervenfasern vermittelt. Jeder Eindruck, etwa ein optischer, wird sozusagen durch die zahlreichen Receptoren, die an seiner Aufnahme beteiligt sind, in ein Mosaik von an sich einheitlichen Eindrücken aufgelöst. Die ganze Mannigfaltigkeit eines Eindruckes scheint also die Mannigfaltigkeit der Receptoren, die entsprechende Vielheit von Leitungsbahnen und von aufnehmenden Ganglienzellen des Gehirns zur Voraussetzung zu haben. Auch die zusammengesetzte Natur einer Erinnerungsvorstellung müßte demnach auf der Vielheit der bei der Erregung beteiligten Ganglienzellen oder „Bahnen" beruhen.

Man sieht, daß unter der Voraussetzung der Richtigkeit dieser Auffassung der von uns behaupteten Übereinstimmung der Formengramme des Syncytiums mit den Gedächtnisengrammen der Boden entzogen wird. Wir glauben aber, daß die oben angestellte Betrachtungsweise uns zu einem falschen Schluß geführt hat. Es unterliegt in der Tat keinem Zweifel, daß die einzelnen Sinneszellen eines großen Sinnesorgans sich auf die Reception eines einfachsten Teileindruckes beschränken. Sie haben gewöhnlich an der dem Reiz zugekehrten Seite Receptoren ausgebildet, die in besonderem Maße zu der Erfüllung der eingeschränkten Aufgabe geeignet erscheinen. Das legt aber die Vermutung nahe, daß diese Sinneszellen spezialisiert sind, und es beweist jedenfalls nicht, daß in anderen Fällen Zellen nicht imstande sind einen zusammengesetzten Eindruck aufzunehmen. Es würde architektonische Schwierigkeiten machen eine ausgedehnte Retina aus einem Syncytium herzustellen. Jedenfalls entspricht es der gewöhnlichen morphologischen Arbeit des Organismus viel mehr, ein so ausgedehntes Organ wie die Retina aus einer Menge von Zellen aufzubauen. Daraus aber wird deutlich, daß die Auflösung eines zusammengesetzten Eindruckes in ein Mosaik die einfache

Folge des cellulären Baues war. Ich will natürlich nicht behaupten, daß ein Retinasyncytium eine qualitativ ebenso hohe Ausbildung gestattet hätte, wie es der Weg ermöglicht hat, den die Entwicklung wirklich gegangen ist. Ich bin selbst überzeugt, daß der celluläre Aufbau erhebliche Vorteile darbietet. Der wesentlichste derselben scheint mir darin zu liegen, daß der celluläre Bau die Möglichkeit bot, daß sich jede einzelne Zelle ganz speziell für die möglichst empfindliche Aufnahme eines kleinsten Teiles des Gesamteindruckes spezialisierte, wodurch natürlich eine viel niedrigere Reizschwelle erreicht wurde. Auch kann man nicht direkt bestreiten, daß die Zerlegung ganz komplizierter Eindrücke für deren richtige Aufnahme bessere Gewähr bot als die Aufnahme durch eine einheitliche Plasmamasse, deren Fähigkeit in dieser Richtung graduell beschränkt sein wird.

Dies alles sind schon Indizien dafür, daß in den komplizierten Sinnesorganen die einzelnen aufnehmenden Zellen einen jener im Organischen gegenüber großen Aufgaben immer wiederkehrenden Differenzierungsvorgänge durchgemacht haben und daß sie uns nicht über die ursprünglichen vielseitigeren Fähigkeiten des Plasmas täuschen dürfen.

Eine weitere Überlegung gibt uns aber mehr als bloße Indizien und zeigt uns, daß für das Gehirn im Grunde genommen dasselbe Problem besteht wie für das Anker- und Plattensyncytium. Verfolgen wir einmal die einzelnen Teileindrücke eines optischen Formreizes weiter, so sehen wir, daß dieselben ins Gehirn einstrahlen und dort, wie gesagt worden ist, durch „Projektionsfasern auf eine bestimmte Rindenpartie sozusagen projiziert werden." Aber mit dieser Projektion ist sicherlich für die Erklärung noch wenig getan, denn die einzelnen Elemente des Gesamteindruckes müssen hier irgendwie in Beziehung treten, denn eine Summe nebeneinander gelegter Einzeleindrücke würde nun und nimmer den Zusammenhang, der in einem Gesamteindruck steckt, hervorrufen können. Jedenfalls müssen wir hier schon zu der Annahme greifen, daß die einzelnen nervösen Elemente, die im Gehirn die Träger des Gesamteindruckes sind, in irgendeinem Zusammenhang stehen. Diese Anschauung steht auch mit neueren Auffassungen über den Bau des Gehirns in ziemlich gutem Einklang. Die einzelnen Neuronen sind in verwickelter Weise verbunden, und man kann sich, glaube ich, physiologisch kein besseres Bild von ihrer Zusammenwirkung machen als durch die Annahme, daß sie alle zusammen ein großes Netzwerk

bilden. Dieses Netzwerk ist viel komplizierter als das Maschenwerk eines Fischernetzes, wir müssen uns vorstellen, daß nicht nur wie bei einem gewöhnlichen Netzwerk die benachbarten Zentren durch Verbindungen verknüpft sind, sondern müssen annehmen, daß außerdem mehr oder weniger entfernt liegende Zentren in mannigfaltiger Weise direkt verbunden sind. Wenn nun in ein derartiges Maschenwerk ein komplizierter Eindruck einläuft, so werden zwar die Teileindrücke zunächst in verschiedene Zellen gelangen, aber von diesen Einlaufsstellen wird sich jeder Teileindruck nach den verschiedenen Seiten ausbreiten und mit den sich entsprechend ausbreitenden anderen Teileindrücken zusammenlaufen. Dieses Zusammenlaufen gäbe dann, wenn auch nicht eine klare physiologische Erklärung, so doch eine notwendige Voraussetzung der Vereinheitlichung. Nun entsteht aber, wie man deutlich erkennt, für den zusammengesetzten Eindruck im Gehirn dasselbe Problem wie für den Gestalteindruck des Syncytiums: warum tritt keine Verschmelzung der Teileindrücke zu einer einheitlichen Resultante ein, obwohl zweifellos ein deutliches In-Beziehung-Treten festgestellt werden muß? Wie in einem Syncytium, so besteht im Gehirn die Möglichkeit einer weitreichenden Ausdehnung der einzelnen Reizelemente. Das Merkwürdige ist, daß in beiden Fällen trotzdem die Spezifizität des Gesamteindruckes gewahrt bleibt. Der Unterschied in Gehirn und Syncytium liegt nur darin, daß in dem Syncytium die Ausbreitung der Reizelemente gleichartiger erfolgen wird, wogegen im Gehirn sozusagen ein Syncytium vorliegt, in dem bestimmte Ausbreitungslinien bevorzugt sind.

Wir sind damit zu einem sehr wichtigen Ergebnis gelangt: der allgemeine Grundtypus der Arbeit des Gehirns gleicht in auffallender Weise dem Geschehen, das wir in unserem Syncytium bei der Formbildung gefunden haben.

In dem letzten Abschnitt haben wir aber ein Problem angeschnitten, das noch einige weitere Beobachtungen angebracht erscheinen läßt, die Frage nach der „Einheitlichkeit“ in den Formreizen. Wir haben erkannt, daß bei der Anker- und Plattenbildung Gestaltreize eine ganz entsprechende Rolle spielen wie bei den

Eindrücken unseres Gehirns. An diese Gestaltreize sind ganz besondere, schwierige Probleme der Gehirnphysiologie und Psychologie gebunden. Man kann oft eine Gestalt proportional verkleinern [1]), ohne damit ihre Reizwirkung zu ändern, ferner aus den Elementen eines Gestaltreizes Figuren bilden, die auf uns in ganz verschiedener Weise wirken. So lassen sich, um ein einfaches Beispiel zu nehmen, aus 4 Viertelskreisbogen ganz verschiedene Figuren zusammensetzen, die unseren Organismus in sehr ungleicher Weise beeinflussen, wenn sie etwa als optische Reize aufgenommen werden. Es macht den Eindruck, als ob in der Gestalt etwas mehr steckte als die Einzelwirkung ihrer Bestandteile. Dieses „Mehr" ist durch v. Ehrenfels (1890, p. 260 ff.) als „Gestaltqualität" bezeichnet worden. Man denke ferner an Meinong's „fundierte Inhalte", „Complexionen" und „Gegenstände höherer Ordnung" (1891, p. 253 u. 254 usw.; 1899, p. 191 ff.; 1902, Kap. 5), an v. Kries' „assoziative Wirkung der Komplexe" (1901, p. 15) an Wundt's „schöpferische Synthese", an verwandte Ausführungen bei Cornelius 1897, p. 70 u. 1899, p. 112 ff., J. St. Mill 1869, Vol. 1, p. 113 ff., Herbart 1850, Vol. 6, p. 134 ff. und anderen. (Über die Geschichte des Problems vgl. H. Gomperz 1905, p. 239 ff.) Manche Forscher (siehe z. B. Mach 1906, p. 91 ff.) wollen dieses Mehr durch die Wirkung von psychologischen (bzw. physiologischen) Begleitvorgängen erklären, so könnten etwa die Muskelempfindungen von den Augenmuskeln und die entsprechenden Residuen, die bei dem Verfolgen verschiedener Konturen auftreten, die aus denselben Elementen zusammengesetzt sind, die Verschiedenheit des Eindrucks bedingen. Dagegen würden beim Verfolgen ähnlicher Figuren in verschiedener Größe ähnliche Folgen von Augenmuskel-Empfindungskomplexen als Begleitvorgänge auftreten bzw. residual mitwirken. Solche Begleitungsvorgänge spielen ohne Zweifel bei der verschiedenen Wirkung ganz ähnlicher Reize eine große Rolle, man denke

1) Das Problem proportionaler Verkleinerung liegt auch bei unserem Objekt vor: Anker und Platte können in demselben Hautstück in sehr verschiedener Größe angelegt werden (vgl. oben S. 32 und Fig. G). Es ist nicht anzunehmen, daß in der Erbmasse eine Repräsentation aller einzelnen Ankergrößen vorhanden ist. Man muß also folgern, daß die erbliche Anlage für die Gestaltreize großer wie auch kleiner Anker und Ankerplatten geeignet ist. Die absolute Größe kann also bei den erblichen Residuen kaum eine entscheidende Rolle spielen, eine Eigentümlichkeit, die diese Residuen mit vielen Gedächtnisresiduen teilen.

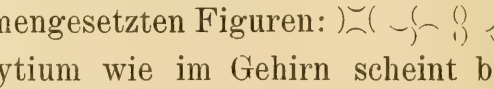
z. B. an die in den psychologischen Diskussionen über das „Telegrammargument“ gegen die Parallelismustheorie vielbesprochene verschiedene Wirkung der Reize: „Mein Vater tot“ und „Dein Vater tot“, die auf den verschiedenen besonderen Begleitvorgängen beruht, die durch die kleine Verschiedenheit auf Grund unseres Residuenschatzes in uns erregt werden (vgl. Fr. A. Lange, 1877, Vol. 2, p. 370 ff., Ehrhardt, 1897, p. 152 ff.; Busse, 1903, p. 310 ff.; Driesch, 1903, p. 62 ff., 1905b, p. 220 ff., 1909, Vol. 2, p. 65 ff.; Klein, 1906, p. 55—59; E. Becher, 1907, p. 420 ff.; S. Becher 1911b, p. 229 ff.). Es lassen sich aber schwere Bedenken dagegen vorbringen, daß die Annahme der oben angedeuteten Begleitungsvorgänge wirklich das Vorhandensein von echten Gestaltqualitäten überflüssig macht, so z. B., daß jene Begleitempfindungen wiederum als „ähnliche“ Komplexe oder Folgen trotz ihrer graduellen Veränderung wirksam werden müssen (J. von Kries, 1901, p. 26—32). Es macht außerordentliche Schwierigkeiten, sich ein physiologisches Korrelat zu dem „Mehr“ vorzustellen, das wir neben den einzelnen Teilen bei der Wahrnehmung einer Gestalt oder einer Tonfolge (Melodieeindruck neben dem Eindruck der einzelnen Töne) erleben. Hier liegen sicherlich ernste Bedenken gegen die Zulänglichkeit der Annahme eines psychophysischen Parallelismus vor — besonders auch für diejenige Form dieser Theorie, die annimmt, Psychisches und Physisches bildeten nur das subjektive bzw. objektive Gesicht eines im Grunde einheitlichen Geschehens (parallelistische Identitätstheorie).

Andrerseits darf man gegenüber den dem Vitalismus und der Wechselwirkungstheorie von Psychischem und Physischem günstigen Bedenken nicht vergessen, daß es auch nicht selten im rein physikalischen Geschehen vorkommt, daß eine zusammengesetzte Ursache nicht lediglich durch die Einzelwirkung ihrer selbständig gedachten Teile wirkt, sondern durch die räumliche Beziehung, in der die Teile während des Zusammenwirkens gegeben sind. Ein Schlüssel mit einem komplizierten Bart paßt nur dann in ein zugehöriges Schloß, wenn die Teile des Bartes in ganz bestimmter Anordnung zueinander stehen. Man kann einen Schlüssel aus denselben Teilen herstellen und doch schon durch umgekehrte Stellung eines gebogenen Fortsatzes im Bart die ganze Wirkung, das Öffnen des Schlosses, total ändern. Man erkennt unschwer die Analogie, die zu der Wirkung eines Gestalteindruckes in unserem Gehirn vorhanden ist. Solche spezifische Ganzheitswirkungen zeigen sich im Anorganischen gewöhnlich dann, wenn präfor-

mierte Strukturen für die Besonderheiten der Gestaltursache vorhanden sind. Die Frage ist, ob die Residuen unseres Gehirns, die die Wirkung eines Reizes so sehr beeinflussen, als derartige physikalisch-chemische Präformationen betrachtet werden können.

Wir brauchen indessen auf diese mehr psychologischen Probleme nicht weiter einzugehen, obwohl sie eine fundamentale Bedeutung für die Biologie besitzen, wie in letzter Zeit unter anderen von EHRHARDT (1890 u. 1897) und besonders von DRIESCH (1903 l. c.; 1904 p. 118; 1905b p. 162; 1909 l. c. usw.) erkannt und mit Recht hervorgehoben worden ist. Für die Ziele unserer Arbeit ist es ziemlich gleichgültig, ob es schließlich gelingt, den Gestaltqualitäten eine hinreichende, rein physiologische Interpretation zu geben, oder ob man zum Verständnis ihrer Wirkung immer genötigt sein wird, das Psychische (oder dem Psychischen Wesensverwandtes) zu berücksichtigen.

Trotzdem will ich hier zum Schluß versuchen das anzudeuten, was sich vielleicht zur weiteren Analyse der Gestaltreize und Gestaltqualitäten sagen läßt. Bedenken wir noch einmal kurz, was zur Annahme von Gestaltreizen führt. Wir haben 2 Enden eines Kalkkörpers, die als Enden völlig gleich sind. Es geschieht aber verschiedenes an diesen Enden. In den Enden selbst bzw. ihrem Einfluß auf das Plasma kann nicht der Grund der Verschiedenheit liegen. Dagegen sind die Partien, an denen jene Enden ansitzen, verschieden, und diese Differenz könnte den zureichenden Grund für den Unterschied in den Reaktionen darbieten. Es müßte also an jedem der beiden Enden die Gestalt der ganzen Partie mitwirken, an dem sie sitzen. Eine ähnliche Betrachtung läßt sich nicht nur für die auffallenden Enden, sondern ebenso für viele gar nicht auffallende Punkte eines Spiculaentwicklungsstadiums durchführen; man denke an unsere Ausführungen über die Lokalisation der Zähnchen des Ankerbogens.

Genau so liegen die Verhältnisse bei Gestalteindrücken im Gehirn. Wenn jeder Teil einer zusammengesetzten Figur nur für sich wirkte, so würden alle verschiedene Kombinationen jener Teile gleich wirken müssen, was nicht der Fall ist. Ein aus 4 Viertelskreisbogen zusammengesetzter Kreis ○ kann auf uns ganz anders wirken, wie die aus denselben Teilen zusammengesetzten Figuren:  usw. Im Ankerplattensyncytium wie im Gehirn scheint bei diesen Reizen mehr in Betracht zu kommen als die einzelnen Teile, nämlich

das individuelle Ganze, das die Teile bilden. Dies ließe sich wie bei der oben angeführten Schlüsselanalogie erklären, wenn im Syncytium Dispositionen für solche bestimmten Kombinationen der Teile vorhanden wären und die Rolle des für die spezielle Schlüsselbartform passenden Schlosses spielten. Nun ist es höchst unwahrscheinlich, daß in unserem Syncytium sozusagen eine Matrize für die Anker- und Plattenform vorhanden ist, und es ist direkt unmöglich, daß für alle möglichen Gestalteindrücke, die unserem Gehirn zufließen, ähnliche Dispositionen vorhanden sind. Dagegen wissen wir mit Bestimmtheit, daß Residuen früherer Reize in unserem Gehirn oft die spezifische Wirkung eines Eindrucks entscheidend beeinflussen, so wenn wir eine Gestalt wieder erkannt haben müssen, ehe wir darauf in besonderer Weise reagieren können. Ebenso fanden wir im Syncytium die Mitwirkung erblicher Engramme sehr wahrscheinlich. Wenn also diese Residuen ähnlich wie die Schloßdisposition beim Schlüssel wirkten, so wäre die Annahme naheliegend, daß das Besondere der Gestaltreize wenigstens teilweise eine Folge der Situation wäre; daß ein Teil von einem anderen infolge seiner räumlichen Beziehung abhinge. Damit wäre zwar die Bedeutung einer primitiven räumlichen Beziehung vorausgesetzt, aber jedenfalls nicht anders, als man eine solche Beziehung im anorganischen Geschehen auch immer bei Erklärungen voraussetzt. Man kann allerdings sagen, daß die primitivste räumliche Beziehung eine letzte unzurückführbare Tatsache darstellt und als solche nicht mehr erklärt werden kann (weil der Versuch einer Erklärung selbst diese Möglichkeit räumlichen Gegebenseins schon voraussetzen würde). Es fragt sich aber sehr, ob die Residuen als einfache, räumlich ausgebreitete Dispositionen wirken. Dagegen spricht die ähnliche Wirkung proportional verkleinerter Gestalten. Doch könnte man sich auch für diese ähnliche Wirkung proportional verkleinerter Formen noch Analogien bilden. Ähnliche Figuren kann man etwa in einem Lichtbüschel so anordnen, daß sie denselben Schatten bilden. Nun könnte eine Einrichtung bestehen, daß eben jener Schatten und nur dieser eine bestimmte Auslösung bewerkstelligte (etwa durch entsprechend angeordnete Thermosäulen, Selenzellen oder dergl.). Damit wäre allerdings erst eine Analogie für die mathematisch ähnlichen Figuren verschiedener Größe gegeben und die ganze Schwierigkeit noch keineswegs gehoben.

Ferner wäre zu bedenken, inwieweit der Eindruck der Wirkung individueller Ganzheit mit der Disposition zusammenhängt und wieweit ein Ganzheitseindruck auch schon ohne die Disposition beim

ersten Male auftritt. Die Schlüsselanalogie ließ nur den Teil, der durch die Disposition hineinkommt, deutlich hervortreten. Man könnte aber annehmen, daß auch, wenn keine Residuen vorhanden wären, an jenen gleichen Enden des Kalkkörpers, von denen wir oben ausgingen, schon Verschiedenes gebildet würde. Denn neben den gleichen Plasmavorgängen, die durch die Enden selbst ausgelöst würden, könnten die verschiedenen benachbarten Partien jener Enden verschiedene Prozesse auslösen, und diese Prozesse wären vielleicht derart, daß sie auch in der Umgebung mitwirkten. So würden an jenen an sich gleichen Enden doch im Plasma verschiedene Komplexe von Prozessen auftreten, und auf diese verschiedenen Komplexe müßte dann das Plasma verschieden reagieren. Dieselbe Überlegung ließe sich für Gestalteindrücke im Gehirn anstellen. Daß die Komplexe von Prozessen nicht überall gleich wären, könnte dann daran liegen, daß die Wirkung der einzelnen Teileindrücke mit der Entfernung abnähme. Damit würde es auch — freilich nicht befriedigend — verständlich, daß kein völliges Zusammenfließen der einzelnen Reizkomponenten stattfände. Dagegen wäre es wieder nicht so einfach zu begreifen, warum nicht wenigstens in den einzelnen Partien eine Verschmelzung der verschiedenen Eindrücke stattfinden sollte, zumal doch diese Eindrücke alle ziemlich gleichartig sein müßten. So würde es den Anschein gewinnen, daß das einheitliche Moment, das bei komplexen psychischen Eindrücken auftritt, mit jener teilweisen Verschmelzung der Einzelwirkungen des Eindruckes etwas zu tun hätte. Auch solche Überlegungen bleiben unbefriedigend, zum Teil verschieben sie das Problem nur auf unkontrollierbarere Faktoren. — Weiter wollen wir daher diese Dinge nicht verfolgen; denn für unser besonderes Ziel ist es relativ gleichgültig, ob die Analyse der Gestaltreize und Gestalteindrücke schließlich mit Erklärungsmitteln gelingt, die in identischer oder vielleicht nur wesensverwandter Form schon der Betrachtung anorganischen Geschehens zugrunde liegen, oder ob wir auf völlig Heterogenes stoßen.

Für uns genügt es, durch unsere Beobachtungen dargetan zu haben, daß, wie die Grundzüge der Reproduktionsphänomene, so auch das in der Wirkung der Gestaltreize steckende Problem der Gehirnphysiologie schon in der morphogenen Arbeit von einfachen Syncytien angetroffen wird. Die eigentümliche Art, in der Gestalteindrücke und Gestaltresiduen wie Ganzheiten oder Individualitäten wirken, ist nicht eine

Besonderheit der Vorgänge des kompliziert gebauten Gehirns, sondern eine Form der Beeinflussung, die schon bei einheitlichen Protoplasmamassen hervortritt und deshalb zu den allgemeinen Grundeigenschaften der lebendigen Substanz überhaupt gehören muß.

Unsere Untersuchungen führen daher zu dem Ergebnis, daß einfache Protoplasmamassen nicht nur unverkennbar jenen Reaktionstypus zeigen, der auf der Zusammenwirkung von Reizen und Residuen beruht, sondern ferner, daß diese Residuen von dem eigenartigen Typus sind, an den sich das Problem der Gestaltreize knüpft.

Die „Selektion überproduzierter Reaktionen" bei der Gestaltbildung und die Analogie zur „Methode von Versuch und Irrtum".

Ein letzter Punkt bedarf jetzt noch der Erwähnung. Die Ähnlichkeit des von uns beobachteten Geschehens bei der Formbildung in Syncytien mit Gehirnprozessen beschränkt sich nicht auf das Zusammenwirken von Reiz- und Residualkomponente, auf den Vorgang der Homophonie und auf die Eigentümlichkeit der Gestaltreize und -residuen. Unser obiges Ergebnis über die Ähnlichkeit, die die Formbildung in unseren Syncytien zu der Arbeit des Gehirns aufweist, bedeutet einen Schritt weiter auf der Bahn, die wir in zwei früheren Abhandlungen betreten haben. Damals suchten wir deutlich zu machen, daß die vorliegenden Experimente gute Anhaltspunkte dafür liefern, daß bei den Protozoen einfachste zweckmäßige „Handlungen" auf dem Boden von Residuen früherer Reize und ihrer Reproduktion stattfinden. Wir zogen daraus den Schluß, daß Assoziation und Reproduktion in ihrer primitivsten Form nicht an Assoziationsfasern und ähnliche Strukturen des Gehirns gebunden sein könnten, und arbeiteten von dieser Seite demselben Ziel zu wie einige neuere Physiologen, die durch Analyse der Gehirnfunktion (von Kries, 1901; vgl. auch K. Brodmann, 1909) oder auf anderem Wege zu ähnlichem Ergebnis gekommen waren (Semon, 1904, 1908; Rignano, 1907). Wir gingen aber schon damals weiter und suchten die noch hypothetische Folgerung wahrscheinlich zu machen, daß auch einzelnen Geweben oder Gewebsbestandteilen jener reproduktiv bedingte Reaktionstypus, den wir als „Handlung" bezeichneten, vielleicht nicht fehlte. Damit hätte sich für die zweckmäßige Arbeit mancher Organe oder Organteile ein beachtenswerter erklärender Gesichtspunkt ergeben. Damals hoffte ich durch Experimente mit Wander-

zellen oder durch genauere Untersuchungen über die Anpassung der Muskelreaktionen an die auslösenden Nervenreize zu einer Bestätigung dieser Möglichkeit zu kommen. Wenn solche Experimente aber wirklich exakt beweisend sein sollen, so sind sie mit ungeheueren Schwierigkeiten verknüpft. Die meisten physiologischen Äußerungen einzelner Gewebszellen sind nur sehr schwer genau und gleichzeitig kontinuierlich zu verfolgen. Dies gilt besonders von nicht motorischen Reaktionen, und es wäre mir gerade darauf angekommen zu zeigen, daß die zuerst bei den tierischen Bewegungen (dem „behavior") beobachteten Reaktionstypen auch in anderen Äußerungen der lebendigen Substanz wahrzunehmen seien.

Meine damaligen Forderungen werden aber durch die Beobachtungen und Reflexionen dieser Arbeit zu einem Teile erfüllt. Bei unserem Objekt handelt es sich um diejenigen Leistungen der lebendigen Substanz, die in Formbildungsprozessen ihren Ausdruck finden. Wenn sich hier ähnliche Reaktionsformen finden ließen, so war schon die in meiner früheren Arbeit befürwortete Verallgemeinerung des reproduktiv bedingten Reaktionstyps auf Teile ganzer Organismen als berechtigt erwiesen. Es kommen noch andere Vorteile dieses Objektes hinzu: DRIESCH bemerkt einmal (1909, Vol. 1, p. 17), daß die Betrachtung der auf die Gestalt bezüglichen Prozesse der Organismen philosophischer und von größerer allgemeiner Bedeutung für die Biologie geworden wären als die übrigen, landläufig „physiologisch" genannten Vorgänge. In der Tat gestattet auch in unserem Falle die sich langsam bildende Gestalt eine so vollkommene Einsicht in den Fortschritt der Reaktionen; die genau zu beobachtende Gestalt offenbart die Leistungen der lebendigen Substanz mit solcher Genauigkeit, daß wir an unserem Objekt die Analyse auf gesicherter Basis erheblich weiter treiben konnten, als es die kühnsten Erwartungen bei Experimenten mit Wanderzellen zu hoffen gestattet hätten.

Freilich haben wir bei unseren kalkbildenden Syncytien keine auf neue Zwecke gerichteten, eigentlichen Handlungen angetroffen, und in dieser Hinsicht geben die vorliegenden Untersuchungen keine Erfüllung der früher eröffneten Aussichten. Es fehlt der Nachweis der Wirkung von Residuen, die erst im individuellen Leben des Syncytiums erworben wurden.

Im übrigen aber haben wir das wahrscheinliche Vorhandensein

aller derjenigen Züge deutlich machen können, die für das Reproduktionsgeschehen, das ja auch der Handlung zugrunde liegt, charakteristisch sind. Wir haben originale Reize gefunden und wurden unabweislich zur Annahme von entsprechenden Formengrammen (-residuen) gedrängt. Wie bei der Handlung sahen wir, daß die Reaktion, in unserem Falle also die Gestaltbildung, durch ein Zusammmenwirken von Reiz- und Residualkomponente von originaler und mnemischer Erregung gerichtet oder geleitet wird.

Dazu kommt ein Weiteres. Typische Handlungsreaktionen pflegen sich auf der Basis der „Methode von Versuch und Irrtum" zu entwickeln. Das „Reagieren aufs Geratewohl" ist die Vorstufe der Reaktionen nach dem Typus der Handlung. Ansätze zu dem Gedanken, daß Körperteile bei ihrem regulatorischen Verhalten (auch unabhängig vom Nervensystem) auf dem Wege von „trial and error" zu der definitiven zweckmäßigen Reaktion gelangen könnten, liegen schon in Holmes' (1904, p. 275, 280, 298 ff.) Gedanken einer Formregulation auf Grund der „sozialen" Anlagen der Zellen und dem „social pressure" ihrer „symbiotischen Gemeinschaft" verborgen; später hat Jennings (1910) in dem Schlußkapitel seines wundervollen Werkes über das Verhalten der niederen Organismen die Regulation des „Verhaltens" mit der Regulation des Stoffwechsels und der Formbildung verglichen und die Möglichkeit darzutun gesucht, daß bei Vorgängen wie bei der durch Pawlow's Versuche bekanntgewordenen Anpassung der Verdauungsorgane an die Nahrung oder bei der Regeneration dieselbe Probiermethode zur Erreichung des Zieles mithelfen könnte, die beim „behavior" der Metazoen wie der Protozoen so deutlich hervortritt. In demselben Jahre 1910 habe ich darauf hingewiesen, daß zweckmäßige Anpassungen in der secretorischen oder morphogenen Tätigkeit bei Geweben und überhaupt Teilen eines Organismus auf Grund der „Versuchs- und Irrtumsmethode" zustande kommen könnten (1910b, p. 333—335). Ich habe dabei besonderen Nachdruck auf die Behauptung gelegt, daß ein derartiges Reagieren ganz unabhängig vom Nervensystem stattfinden und vielleicht einzelnen Zellen zukommen könnte (l. c., p. 332). (Vgl. zu den vorliegenden Problemen die ausführlicheren Bemerkungen in: Becher, 1911, p. 294 bis 300 und 312.)

In der vorliegenden Untersuchung ist nun, so weit ich sehe, zum ersten Male der Versuch gemacht, die Versuch- und Irrtumstheorie für die Formbildung in

selbständigen kleinen Teilen des Organismus im einzelnen durchzuführen. Wenn es auch nicht gerade einzelne Zellen eines Organismus sind, auf die sich unsere Darlegungen beziehen, so handelt es sich doch um Syncytien, also um Gebilde, für die das Problem im wesentlichen gleich liegt.

Man erinnere sich der Erklärung, die wir für den Einfluß der Inkongruenzen der mnemischen Homophonie auf die Kalkablagerung gegeben haben. Wir nahmen an, daß die Erregungsdifferentiale, die zwischen der Originalerregung des Reizes und dem erregten Residuum auftreten, in ihrer Vergrößerung mit Hemmung, bei Verkleinerung aber mit Beschleunigung des Kalkablagerungsprozesses verbunden wären. Diese Annahme trägt durchaus keinen innerlich unwahrscheinlichen Charakter; denn auch z. B. im chemisch-physiologischen Geschehen läßt sich die Wirkung der organischen Substanz dahin präzisieren, daß von den zahlreichen möglichen chemischen Prozessen (durch Aktivierung von inaktiven Zymogenen zu Fermenten) einige beschleunigt bzw. gehemmt werden.

Diese Beschleunigung oder Hemmung bei Verminderung bzw. Vergrößerung der Inkongruenz der Homophonie äußert sich nun an den fortwährenden örtlichen Schwankungen in der Geschwindigkeit der Kalkablagerung. Man erkennt unschwer, daß diese Schwankungen, d. h. das Vorauseilen oder Nachhinken bestimmter Stellen in der Geschwindigkeit des Wachstums, dem „Reagieren aufs Geratewohl“ und dem „Versuch und Irrtum“ entsprechen. Daß in unserem Falle das Reagieren nicht den aktiven Eindruck von „Versuchen“ macht und sich als passives Wachstum des Kalkkörpers präsentiert, hat nichts zu bedeuten; denn schließlich verdient die Kalkablagerung zu so komplizierten Formen mit ebensoviel oder ebensowenig Recht die etwas unklare Bezeichnung aktiv wie die Arbeit von Muskeln oder zusammengesetzten Bewegungsorganen. Gerade wie im „behavior“, so findet nun bei der Formbildung in dem Syncytium eine Art „Auslese der überproduzierten Reaktionen“ statt. Es werden immer nur diejenigen zugelassen oder gefördert, die die Inkongruenz der Homophonie verringern und dadurch, auf dem oben näher beschrie-

benen Wege, zur Erreichung der definitiven Form hinleiten.

Schlußbemerkung.

Unsere Beobachtungen beziehen sich auf die Syncytien, die zu einem großen Organismus, in unserem Falle zu einer Holothurie, gehören. Es wäre von Interesse, zu untersuchen, ob bei einzelligen Lebewesen, etwa bei Protozoen, bei denen der Nachweis des Zusammenwirkens von Reiz- und Residualelementen leichter zu führen ist und schon früher geführt wurde, auch die Wirkung von komplizierten Engrammen dargetan werden kann. Aus den Versuchen über Futterauswahl bei *Stentor caeruleus* von A. A. Schäffer (1910) lassen sich, wie ich glaube, schon Anhaltspunkte für diese Ansicht gewinnen. Es kann nicht allzu schwer sein, die Bedingungen solcher Experimente so zu variieren, daß die Wirkung „individualisierter" Reize deutlich daraus hervorgeht.

Von besonderer Bedeutung dürften unsere Ergebnisse für das Verständnis derjenigen Formbildungsprozesse sein, die sich auch bei anderen Organismen nicht durch ungleiche Zellteilungen u. dgl. (vgl. Driesch, 1905a, p. 719), sondern in einheitlichen Protoplasmamassen vollziehen. Hierhin gehören die Gestaltbildungsprozesse bei Siphoneen (Bryopsis), die sich trotz fortwährend weiter wandernden Plasmas offenbar unter entscheidendem Einfluß seiner allein ruhenden Hautschicht vollziehen und die für Fr. Noll zu einer wesentlichen Stütze seiner Darlegungen über „Morphästhesie" wurden. Ich werte Noll's Entdeckungen und Ausführungen (1903, p. 402 ff. u. einige dort zitierte frühere Mitteilungen) außerordentlich hoch, bin aber mit vielen Ansichten nicht einverstanden. Trotz der unverkennbaren Ähnlichkeit in den Tatsachen und dem Problem bei Noll's und meinem Gegenstand, trage ich doch Bedenken, seinen Terminus mit dem ganzen Bedeutungsinhalt zu übernehmen. Einerseits möchte ich von Gestalt-Reizen (bzw. Erregungen) und nicht von Ästhesien reden, und weiterhin ist zu bedenken, daß auch die Verschiedenheit der tatsächlichen Verhältnisse (man denke zumal an die Krümmungserscheinungen bei Seitenwurzeln, an Autotropismus etc., wovon Noll zuerst ausging) vor voreiliger Verallgemeinerung warnt. Jedenfalls vollzieht sich die Formbildung bei Siphoneen an der

Oberfläche, in unserem Falle dagegen im Plasma selber, was ungewöhnlicher ist, wogegen oberflächliche Differenzierungen häufig sind (vgl. Noll's Erklärungsversuch durch die bei verschiedenen Krümmungen etc. verschiedenen Oberflächenkräfte usw. 1903, p. 403 ff.). In dieser Hinsicht weisen manche Züge der Formbildung im Radiolarienkörper zu der Anker- und Plattenbildung engere Beziehungen auf. Die Stacheln der Aulacanthiden und die Radialstacheln der Aulosphäriden u. a. erhalten „ihre definitive Form durch Wachstum und Sprossung der häutigen Anlagen" (Häcker, 1906, p. 43—45), einen Vorgang, den Häcker als intracelluläre Sprossung bezeichnet. Obwohl sich hier also die Formbildung nicht während der Ablagerung der Hartsubstanz selbst vollzieht, so könnte doch vielleicht dasselbe von uns entwickelte Problem vorliegen. Darauf weist möglicherweise auch eine bei Aulacanthiden „weit verbreitete Erscheinung" hin. „Verschiedene Arten nehmen mit Vorliebe die Radialstacheln von andern Aulacanthiden auf und verleiben sie, indem sie dieselben in radiäre Stellung bringen, ihrem eignen Skelette ein. Insbesondere sind es zwei Arten, welche sich in dieser Weise mit fremden Federn schmücken, nämlich *Aulographis pandora* Haeckel und *Auloceros arborescens* Haeckel" (Häcker, 1905b, p. 371—372). Man könnte annehmen, daß diese radiale Einstellung sich grobmechanisch durch Pseudopodien völlzöge, aber ich kann die Vermutung nicht unterdrücken, daß hier dynamische Leistungen des Plasmas vorliegen, bei denen Gestaltreize von schon vorhandenen Teilen oder erbliche Residuen des zu Erreichenden eine Rolle spielen. Vor der Hand verbietet es sich indessen, solche Gedanken zu Hypothesen aufzubauschen, zumal ich hoffe, dieses Problem an anderem Objekt durch Beobachtungen fördern zu können.

Es bedarf kaum näherer Ausführung, daß unsere Funde möglicherweise Bedeutung für normalere Typen von Formbildungsvorgängen beanspruchen können. Nicht selten besteht der Anschein, als ob eine Zelle durch die Form, die sie im Verband mit anderen annimmt, beeinflußt und zu besonderen Reaktionen veranlaßt würde. In anderen Fällen scheint eine ganze Zellengruppe durch ihre gemeinsame Form in ähnlicher Weise beeinflußt zu werden. Beide Fälle lassen sich den von uns beschriebenen Vorgängen anschließen. Eine Zelle kann vielleicht einen Gestaltreiz durch ihre eigene Form erhalten, und dasselbe gilt möglicherweise für eine Zellengruppe, sofern die ein-

zelnen Elemente derselben genügend durch Zellbrücken verbunden sind. Diese Gestaltreize könnten dann mit entsprechenden ererbten Residuen zusammenwirken und vielleicht den Fortgang der Gestaltbildung in ähnlicher Weise beeinflussen, wie wir es für die Bildung von Anker und Platte ausführten.

Es ist nicht das Ziel dieser Arbeit, solche unbestimmte Möglichkeiten weiter zu verfolgen. Die Generalisation, die unsere Resultate und die von uns gegebenen Erklärungen für die Formbildung komplizierter Kalk- oder Kieselkörper anderer Tierformen zulassen, liegt so nahe, daß sie jeder ohne Schwierigkeit ausführen kann, der imstande ist, die in Frage kommenden besonderen Umstände zu überblicken und dem Gang der vorliegenden Untersuchung mit Aufmerksamkeit gefolgt ist. Eine weitere Ausdehnung des Geltungsbereiches der an unserem Objekt gewonnenen Gesichtspunkte soll indessen unterbleiben; denn sie würde es notwendig machen, die enge Anlehnung an eine sichere Basis von Beobachtungen aufzugeben, die wir bei unseren Reflexionen immer beizubehalten bestrebt waren.

Februar 1911.

Literaturverzeichnis.

1909. Bateson, W., Mendel's principles of heredity, XIV u. 396 p., 3 Portraits, 6 tab. u. 37 Textfigg., Cambridge.

1907. Becher, E., Kritik der Widerlegung des Parallelismus auf Grund einer „naturwissenschaftlichen" Analyse der Handlung durch H. Driesch, in: Ztschr. Psychol., Vol. 45, p. 401—440.

1911. —, Gehirn und Seele, XIII u. 405 p. u. 42 Textfigg., in: Psychologie in Einzeldarstellungen, herausg. von Ebbinghaus u. Meumann, Vol. 5, Heidelberg. (Während des Drucks dieser Abhandlung erschienen, bringt eingehende Diskussion des Gestaltproblems, seiner physiologischen „Erklärungen" und seiner Bedeutung für die Parallelismus-, Vitalismus- u. Leib-Seelefrage.)

1906. Becher, S., Über Synapta minuta n. sp. eine brutpflegende Synaptide der Nordsee, und über die contractilen Rosetten der Holothurien, in: Zool. Anz., Vol. 30, p. 505—509, mit 3 Textfigg.

1907. —, Rhabdomolgus ruber Keferstein und die Stammform der Holothurien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 88, p. 545—689, tab. 32—36 u. 12 Textfigg.

1908. —, Die Stammesgeschichte der Seewalzen, in: Ergebn. Fortschr. Zool., Vol. 1, 1909, p. 403—490 u. 12 Textfigg.; auch: Habilit.-Schrift, Gießen 1908.

1909. —, Zentroepigenese? Bemerkungen zu einigen Problemen der allgemeinen Entwickelungsgeschichte, in: Biol. Ctrbl., Vol. 29, p. 506 bis 564.

1910a. —, Beiträge zur Morphologie und Systematik der Paractinopoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 29, Anat., p. 315—366, 2 Textfigg. u. tab. 20—24.

1910b. —, Über Handlungsreaktionen und ihre Bedeutung für das Verständnis der organischen Zweckmässigkeit, in: Scientia, Rivista di Scienza, Vol. 8, Jg. 4, p. 322—338. Auch französisch, ibid., Anh., p. 174—190.

1911a. Becher, S., Seele, Handlung und Zweckmässigkeit im Reich der Organismen, in: Ann. Naturphilos., Vol. 10, p. 269—313.

1911b. —, Driesch, Philosophie des Organischen (ausführliches Referat und kritische Besprechung), in: Götting. gel. Anz., 1911, Nr. 4, p. 201—240.

1902a. Biedermann, W., Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 36 (N. F. Vol. 29), p. 1—164, tab. 1—6.

1902b. —, Über die Bedeutung von Krystallisationsprocessen bei der Bildung der Skelette wirbelloser Tiere, namentlich der Molluskenschalen, in: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 1, p. 154—208, tab. 3—6.

1898. Bidder, G. P., The skeleton and classification of calcareous Sponges, in: Proc. Roy. Soc. London, Vol. 64, 1899, p. 61—76 u. 10 Textfigg.

1900. Borgert, A., Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von Aulacantha scolymantha H., I. Theil, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat., 1901, p. 203—276, tab. 14—18 u. 33 Textfigg.

1901. Boveri, Th., Über die Polarität des Seeigel-Eies, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg (N. F.), Vol. 34, p. 145—176 u. 4 Textfigg.

1910. —, Die Potenzen der Ascaris-Blastomeren bei abgeänderter Furchung, zugleich ein Beitrag zur Frage qualitativ-ungleicher Chromosomenteilung, in: Festschr. R. Hertwig, Vol. 3, p. 133—214, tab. 11 bis 16 u. 24 Textfigg. Auch separat, Jena 1910.

1906. Bowman, J. H., A study in crystallisation, in: Journ. Soc. chem. Industry, Vol. 25 (4).

1906. Braus, H., Vordere Extremität und Operculum bei Bombinatorlarven. Ein Beitrag zur Kenntnis morphogener Correlation und Regulation, in: Morphol. Jahrb., Vol. 35, p. 509—590, tab. 15—17 u. 6 Textfigg.

1909. Brodmann, K., Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues, Leipzig.

1903. Busse, L., Geist und Körper, Seele und Leib, Leipzig.

1901. Bütschli, O., Einige Beobachtungen über Kiesel- und Kalknadeln von Spongien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 69, p. 235—286, tab. 19—21 u. 2 Textfigg.

1892. Chun, C., Die Bildung der Skelettheile bei Echinodermen, in: Zool. Anz., Jg. 15, p. 470—474.

1895. —, Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. II. Kap. Auricularia nudibranchiata, in: Biblioth. zool., Heft 19, p. 53—76 u. tab. 3 u. 4.

1897. Cornelius, H., Psychologie als Erfahrungswissenschaft, XV u. 545 p., Leipzig.

1899. —, Ueber „Gestaltqualitäten", in: Ztschr. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorg., Vol. 22 (1900), p. 101—121.

1800. CUVIER, G., Leçons d'anatomie comparée, Paris, An. 8.

1821—24. —, Recherches sur les ossemens fossiles, nouv. édit., Vol. 1 bis 5, Paris.

1868. DARWIN, CH., Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication. Aus dem Engl. von J. V. CARUS, Stuttgart, Vol. 2 (nach der 2. Auflage), VIII u. 639 p.

1899. DELAGE, J. et E. HÉROUARD, Mésozoaires. Spongiaires, in: Traité de Zoologie concrète, Paris, Vol. 2, pt. 1, X u. 244 p., 15 tab. u. 274 Textfigg. von p. 49.

1903. —, Les Échinodermes, ibid., Vol. 3, X u. 495 p., 53 tab. u. 565 Textfigg.

1892. DREYER, F., Die Principien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Ein Versuch zur mechanischen Erklärung organischer Gebilde, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 26 (N. F. Vol. 19), p. 204—468, tab. 15—29.

1896. DRIESCH, H., Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus microtuberculatus, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 3, p. 362 bis 380, tab. 20 u. 12 Textfigg.

1899. —, Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens, ibid., Vol. 8 (1899), p. 35—111 u. 3 Textfigg.

1901. —, Die organischen Regulationen. Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens, Leipzig, XV u. 228 p. u. 1 Textfig.

1903. —, Die „Seele" als elementarer Naturfaktor. Studien über die Bewegungen der Organismen, Leipzig, VI u. 97 p.

1904. —, Naturbegriffe und Natururteile. Analytische Untersuchungen zur reinen und empirischen Naturwissenschaft, Leipzig, VIII u. 239 p.

1905a. —, Die Entwickelungsphysiologie von 1902 bis 1905, in: Ergebn. Anat. Entw., Vol. 14 (1904).

1905b. —, Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre, Leipzig (Natur- und kulturphilos. Biblioth., Vol. III), X u. 246 p. u. 4 Textfigg.

1909. —, Philosophie des Organischen. Gifford-Vorlesungen, gehalten an der Universität Aberdeen in den Jahren 1907—1908, Leipzig, Vol. 1, XV u. 333 p. u. 14 Textfigg., Vol. 2, VIII u. 401 p.

1887. v. EBNER, V., Über den feineren Bau der Skelettheile der Kalkschwämme, nebst Bemerkungen über Kalkskelete überhaupt, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 95, Abt. 1, p. 55—149 u. 4 tab.

1890. v. EHRENFELS, CHR., Ueber Gestaltqualitäten, in: Vierteljahrsschr. wiss. Phil., Vol. 14, p. 249—292.

1890. EHRHARDT, F., Mechanismus und Teleologie, Leipzig.

1897. —, Die Wechselwirkung zwischen Leib und Seele, Leipzig.

1886. ERDMANN, B., Zur Theorie der Apperception, in: Vierteljahrsschr. wiss. Philos., Jg. 10, p. 307—345, p. 391—418 usw.

1896. —, Die psychologischen Grundlagen der Beziehungen zwischen

Sprechen und Denken, in: Arch. syst. Phil., Vol. 2, p. 355—416, Forts., ibid., Vol. 3, 1897, p. 30—48, p. 150—173 u. 1901, Vol. 7, p. 147—176, 316—371, 439—474.

1907. Fick, R., Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln, in: Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch., Vol. 16, (1906), p. 1—140.

1886. Gautier, A., Du mécanisme de la variation des êtres vivants etc., in: Hommage à M. Chevreul à l'occasion de son centenaire.

1905. Gomperz, H., Weltanschauungslehre, ein Versuch die Hauptprobleme der allgemeinen theoretischen Philosophie geschichtlich zu entwickeln und sachlich zu bearbeiten, Vol. 1, Methodologie XV u. 416 p., Jena u. Leipzig.

1904. Haecker, V., Bericht über die Tripyleen-Ausbeute der Deutschen Tiefsee-Expedition, in: Verh. deutsch. zool. Gesellsch., 14. Versamml., p. 122—157 u. 21 Textfigg.

1905a. —, Ueber die biologische Bedeutung der feineren Strukturen des Radiolarienskelettes. Nebst einem Anhang: Die Phäosphärien der „Valdivia"- und „Gauss"-Ausbeute, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 39, p. 581—648 u. 28 Textfigg.

1905b. —, Finales und Causales über das Tripyleenskelett. Dritte Mitteilung über die Tripyleen der „Valdivia"-Ausbeute, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 83, p. 336—375, tab. 15—16 u. 13 Textfigg.

1906. —, Über die Mittel der Formbildung im Radiolarienkörper (sechste Mitteilung über die Tripyleen der „Valdivia"-Ausbeute), in: Verh. deutsch. zool. Gesellsch. 16. Versamml., p. 31—50 u. 8 Textfigg.

1862. Haeckel, E., Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Eine Monographie, mit Atlas von 35 tab., Berlin.

1866. —, Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenz-Theorie, Berlin 1866, Vol. I, Allgemeine Anatomie der Organismen XXXII u. 574 p. u. 2 tab.; Vol. II, Allgemeine Entwickelungsgeschichte d. Org. CLX u. 462 p. u. 8 tab.

1872. —, Die Kalkschwämme. Eine Monographie, Vol. 1, genereller Teil, Biologie der Kalkschwämme, XVI u. 484 p., Berlin.

1896. —, Systematische Phylogenie der wirbellosen Thiere, Jena, XVIII u. 720 p.

1872. Harting, P., On the artificial production of some of the principal organic calcareous formations, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 12.

1850—52. Herbart, J. Fr., Psychologie als Wissenschaft, in: Sämtliche Werke, herausgegeb. von Hartenstein, Vol. 5 u. 6, Leipzig.

1892. Herbst, C., Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere. I. Theil. Versuche an Seeigeleiern, in: Z. wiss. Zool., Vol. 55 (1893), p. 446—518 u. tab. 19 u. 20.

1893. HERBST, C., Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere. 2. Teil. Weiteres über die morphologische Wirkung der Lithiumsalze und ihre theoretische Bedeutung, in: Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 11 (1895), p. 136—220, tab. 9 u. 10 u. 5 Textfigg.

1894. —, Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese, in: Biol. Ctrbl., Vol. 14, p. 657—666, 689—697, 727—744, 753—771, 800—810.

1887. HÉROUARD, E., Sur la formation des corpuscules calcaires chez les Holothuries, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 105 (1887), p. 875—876.

1889. —, Recherches sur les Holothuries des cotes de France, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 7, p. 535—704, tab. 25—32 u. 7 Textfigg.

1902. —, Sur une loi de formation des corpuscules calcaires et sur l'homologie qui existe entre ces corpuscules chez Ankyroderma et Synapta, in: Bull. Soc. zool. France, Vol. 27, p. 46—51 u. 8 Textfigg.

1906. HERTWIG, O., Allgemeine Biologie, 2. Aufl. des Lehrbuchs „die Zelle und die Gewebe" (2. Teil 1898), X u. 649 p. u. 371 Textfigg.; 3. Aufl., 1909, Jena.

1895. HODGE, C. F. and H. A. AIKINS, The dayly life of a Protozoon; a study in comparative psycho-physiology, in: Amer. Journ. Psychol., Vol. 6, p. 524—533.

1889—1890. HÖFFDING, H., Über Wiedererkennen, Association und psychische Aktivität, 4 Artikel in: Vierteljahrsschr. wiss. Philos., Vol. 13 u. 14.

1893. —, Zur Theorie des Wiedererkennens, in: Philos. Studien, herausgegeb. von WUNDT, Vol. 8.

1901. —, Psychologie in Umrissen, Leipzig, 3. deutsche Ausgabe 1901. 1. deutsche Ausg. 1887.

1904. HOLMES, S. J., The problem of form regulation, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 17, (1904), p. 265—305 u. 3 Textfigg.

1903. IMMERMANN, F., Über Fremdkörperskelette bei Aulacanthiden, in: Zool. Anz., Vol. 27 (1904), p. 70—76.

1904. —, Die Tripyleen-Familie der Aulacanthiden der Plankton-Expedition, in: Ergebn. d. Plankton Exped., Vol. 3, L. h. 1, 82 p. u. 8 tab., Kiel und Leipzig 1904.

1902. JENNINGS, H. J., Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms IX. On the behavior of fixed infusoria (Stentor and Vorticella), with special reference to the modifiability of protozoan reactions, in: Amer. Journ. Physiol., Vol. 8, p. 23—60 u. 10 figg.

1910. —, Das Verhalten der niederen Organismen unter natürlichen und experimentellen Bedingungen. Deutsch von E. MANGOLD, XIII u. 578 p. u. 144 Textfigg., Leipzig.

1905. KING, H. D., Experimental studies on the eye of the frog embryo, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 19, p. 85—107 u. tab. 6.

1906. Klein, A., Die modernen Theorien über das allgemeine Verhältnis von Leib und Seele, Breslau 1906.

1901. von Kries, J., Über die materiellen Grundlagen der Bewusstseins-Erscheinungen, VI u. 54 p., Tübingen und Leipzig 1911.

1877. Lange, Fr. A., Geschichte des Materialismus und Kritik seiner Bedeutung in der Gegenwart, 3. Aufl., Vol. 2, Iserlohn.

1898. Lefevre, G., Budding in Perophora, in: Journ. Morphol., Vol. 14, p. 367—424, tab. 29—32.

1888 u. 1889. Lehmann, O., Molekularphysik, 2 Vol., X u. 852 p., 5 tab. u. 375 Textfigg. bzw. VI u. 697 p., 5 tab. u. 249 Textfigg., Leipzig.

1904. Lewis, W. H., Experimental Studies on the development of the eye in Amphibia I. On the origin of the lens, in: Amer. Journ. Anat., Vol. 3, p. 505—536 u. 52 Figg.

1905. Loomis, F. B., Momentum in variation, in: Amer. Naturalist, Vol. 39, p. 839 - 843.

1889—1892. Ludwig, H., Die Seewalzen, in: Bronn, Klass. Ordn. Thierreich, Vol. 2, Abt. 3, Buch 1, VI u. 460 p., 25 Figg. u. 12 Karten im Text u. 17 tab., Leipzig.

1898. Maas, O., Die Ausbildung des Canalsystems und Kalkskelets bei jungen Syconen, Verh. deutsch. zool. Ges., Jg. 8, p. 132—141 u. 3 Textfigg.

1900a. —, Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose, in: Z. wiss. Zool., Vol. 67, p. 215—240, tab. 9—12.

1900b. —, Ueber die sogen. Biokrystalle und die Skeletbildungen niederer Thiere, in: SB. Ges. Morphol. Physiol., München, Heft 1, p. 1—4.

1901. —, Ueber Entstehung und Wachstum der Kieselgebilde bei Spongien, in: SB. bayer. Akad. Wiss., math.-phys. Kl., Vol. 30, 1900, Heft 3, p. 553—569, tab. 5.

1904a. —, Ueber die Wirkung der Kalkentziehung auf die Entwicklung der Kalkschwämme, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, Heft 1, p. 1—18 u. 9 Textfigg.

1904b. —, Über den Aufbau des Kalkskeletts der Spongien in normalem und in $CaCO_3$ freiem Seewasser, in: Verh. deutsch. zool. Ges., p. 190—199—201.

1905. —, Entwicklungsmechanische Studien an Schwämmen, in: CR. 6. Congrès internat. Zool. (Bern), 1904, 1. Sect., p. 238—239. (Kurze Inhaltsangabe der vorhergehenden Publikationen.)

1906. —, Über die Einwirkung karbonatfreier und kalkfreier Salzlösungen auf erwachsene Kalkschwämme und auf Entwicklungsstadien derselben, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 22, p. 581—599.

1907. —, Über die Wirkung des Hungers und der Kalkentziehung bei Kalkschwämmen und anderen kalkausscheidenden Organismen, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, Vol. 23, p. 82—89.

1909. MAAS, O., Ueber die Wirkung des Hungers und der Kalkentziehung bei Kalkschwämmen und andren kalkauscheidenden Organismen, in: Proc. 7. intern. zool. Congress (Boston), 1907, p. 1—7.

1906. MACH, E., Die Analyse der Empfindungen und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen, 5. Aufl., Jena, X u. 309 p. u. 36 Textfigg.

1876. MARSHALL, W., Ideen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Hexactinelliden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 27, p. 113—136.

1903. MENCL, E., Ein Fall von beiderseitiger Augenlinsenausbildung während der Abwesenheit von Augenblasen, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 16, p. 328—339, tab. 14.

1891. MEINONG, A., Zur Psychologie der Komplexionen und Relationen, in: Ztschr. Psychol. Physiol. Sinnesorg., Vol. 2, p. 245—265.

1899. —, Ueber Gegenstände höherer Ordnung und deren Verhältniß zur inneren Wahrnehmung, ibid., Vol. 21, p. 182—272.

1902. —, Ueber Annahmen, Ergänz.-Bd. 2 zu Ztschr. Psychol. Physiol. Sinnesorg. (XV u. 298 p.), Leipzig.

1869. MILL, J., Analysis of the phenomena of the human mind. A new edition with notes illustrative and critical by A. BAIN, A. FINDLATER and G. GROTE. Edidet with additional notes by J. ST. MILL, Vol. 1 u. 2, London.

1898. MINCHIN, E. A., Materials for a monograph of the Ascons. I. On the origin and growth of the triradiate and quadriradiate spicules in the family Clathrinidae, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 40, p. 469—587, tab. 38—42 u. 3 Textfigg.

1905. —, A speculation on the phylogeny of the hexactinellid Sponges, in: Zool. Anz., Vol. 28, p. 439—448 u. 2 Textfigg.

1908. —, Materials for a monograph of the Ascons II. The formation of spicules in the genus Leucosolenia, with some notes on the histology of the Sponges, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 52, p. 301—355, tab. 17—21 u. 5 Textfigg.

1910. —, Sponge-Spicules. A summary of present knowledge, in: Ergebn. Fortschr. Zool., p. 171—274 u. 26 Textfigg.

1908. — and D. J. REID, Observations on the minute structure of the spicules of calcareous Sponges, in: Proc. zool. Soc. London, 1908, 2, p. 661—676 u. tab. 34—37.

1903. NOLL, F., Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz, in: Biol. Ctrbl., Vol. 23, p. 281—297, 321—337, 401 bis 427.

1897. ÖSTERGREN HJ., Über die Function der ankerförmigen Kalkkörper der Seewalzen, in: Zool. Anz., Vol. 20, p. 148—159 u. 7 Textfigg.

1872. ORD, W. M., On „molecular coalescence" and on the influence exercised by colloids upon the forms of inorganic matter, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 12.

1879. —, The influence of colloids upon crystalline form and cohesion, London.

1905. Peter, K., Untersuchungen über individuelle Variation in der tierischen Entwicklung, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, phys.-math. Cl., 2. Halbbd., p. 884—889 u. 4 Textfigg.

1910. Plate, L., Vererbungslehre und Deszendenztheorie, Antrittsvorlesung bei Uebernahme der zoologischen Professur in Jena gehalten am 15. Mai 1910, in: Festschr. R. Hertwig, Vol. 2, 1910, p. 537—610, tab. 29 u. 3 Textfigg.

1901. Przibram, H., Experimentelle Studien über Regeneration, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 11, p. 321—345, tab. 11—14.

1902. Przibram, H., Experimentelle Studien über Regeneration (Zweite Mittheilung: Crustaceen), ibid., Vol. 13, p. 507—527 u. tab. 21 u. 22.

1905. —, Die „Heterochelie" bei decapoden Crustaceen (zugleich: Exper. Studien über Regen. III. Mitteil.), ibid., Vol. 19, p. 181—247 u. tab. 8—13.

1842. de Quatrefages, A., Mémoire sur la Synapte de Duvernoy (Synapta Duvernaea A. de Q.), in: Ann. Sc. nat (2) Zool., Vol. 17, p. 19—93 u. tab. 2—5.

1858. Rainey, G., On the mode of formation of shells of animals, of bone, and of several other structures by a process of molecular coalescence etc., London.

1861. —, Some further experiments and observations on the mode of formation and coalescence of carbonate of lime globules and the development of shell tissue, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 1.

1894. Ribbert, H., Beiträge zur kompensatorischen Hypertrophie und zur Regeneration. Mit einem Abschnitt über die Regeneration der Niere von Dr. Peipers, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 1 (1895), p. 69—90 u. tab. 4.

1887. Ridley, S. O. and A. Dendy, Report on the Monaxonida, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 20, part. 59, 275 p., 51 tab. u. 1 Karte.

1907. Rignano, E., Über die Vererbung erworbener Eigenschaften, Hypothese einer Zentroëpigenese, Leipzig, 399 p.

1881. Roux, W., Der Kampf der Theile im Organismus. Ein Beitrag zur Vervollständigung der mechanischen Zweckmässigkeitslehre, VIII u. 244 p., Leipzig.

1883. —, Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung I. Structur eines hoch differenzirten bindegewebigen Organes (der Schwanzflosse des Delphin), in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt, p. 76—162, 1 tab. u. 4 Textfigg.

1894. —, Über den „Cytotropismus" der Furchungszellen des Grasfrosches (Rana fusca), in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 1, (1895), p. 43—68, tab. 1—3 u. 3 Textfigg. und p. 161—202.

1910. Schaeffer, A. A., Selection of food in Stentor caeruleus (Ehr.), in: Journ. exper. Zool., Vol. 8, p. 75—132 u. 2 Textfigg.

1910. SCHAXEL, J., Das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung, Furchung und ersten Organbildung der Echinodermen, in: Arch. mikr. Anat. u. Entw., Vol. 75, p. 543—607, tab. 19—23 u. 8 Textfigg.

1870. SCHMIDT, O., Grundzüge einer Spongien-Fauna des atlantischen Gebietes, Leipzig, 88 p. u. 6 tab.

1873. —, Silicispongiae, in: Jahresber. Comm. wiss. Unters. deutsch. Meere, Vol. 1, p. 147—148.

1875. —, Zoologische Ergebnisse der Nordseefahrt. II. Spongien, ibid., Vol. 2—3, 1872—1873, p. 115—120 u. tab. 1.

1908. SCHMIDT, W. J., Die Tripyleen-Radiolarien der Plankton-Expedition. Castanellidae, in: Ergeb. Plankton-Exped., Vol. 3, L. h. 6, p. 235 bis 279 u. 4 tab.

1860. SCHULTZE, M., Die Hyalonemen, Bonn, 46 p. u. 5 tab.

1880. SCHULZE, F. E., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. 9. Mittheilung. Die Plakiniden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 34, p. 407—451, tab. 20—22.

1887a. —, Report on the Hexactinellida, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 21, 513 p., 13 Textfigg., 104 tab. u. 1 Karte.

1887b. —, Zur Stammesgeschichte der Hexactinelliden, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1888, p. 1—35.

1897. —, Über einige Symmetrieverhältnisse bei Hexactinelliden-Nadeln, in: Verh. deutsch. zool. Ges., 7. Vers., p. 35—38.

1887a. SEMON, R., Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeers. 1. Mittheilung, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 7, 1886—1887, p. 272—300 u. tab. 9—10.

1887b. SEMON, R., 2. Mittheilung, ibid., p. 401—422 u. tab. 15.

1908. —, Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Zweite, verbesserte Auflage, Leipzig, XV u. 391 p. (Erste Auflage, 1904.)

1909. —, Die mnemischen Empfindungen in ihren Beziehungen zu den Originalempfindungen. (Erste Fortsetzung der „Mneme"), Leipzig 1909, XV u. 392 p.

1910. —, Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften, in: Fortschr. naturw. Forschung (ABDERHALDEN), Vol. 2, p. 1—82.

1868. SEMPER, C., Reisen im Archipel der Philippinen. 2. Teil. Wissenschaftliche Resultate, Vol. 1, Holothurien, Wiesbaden, IV u. 288 p. u. tab. 1—40.

1871. SLACK, H. S., On the employment of colloid silica in the preparation of crystals for the polariscope, und On crystalline forms modified by colloid silica, in: Monthly microsc. Journ., Vol. 5.

1887. SLUITER, C. PH., Die Evertebraten aus der Sammlung des Kgl. naturw. Vereins in Niederländisch Indien in Batavia. Zugleich eine

Skizze der Fauna des Java-Meeres, mit Beschreibung der neuen Arten. Die Echinodermen. I. Holothurioidea, in: Natuurk. Tijdschr. Nederlandsch Indië, Vol. 47, p. 181—220 u. 2 tab.

1877a. Sollas, W. J., On Pharetrospongia Strahani, Sollas, a fossil Holorhaphidote Sponge from the Cambridge „Coprolite" bed, in: Quart. Journ. geol. Soc., Vol. 33, p. 242—255, tab. 11 u. 6 Textfigg.

1877b. —, On Stauronema, a new genus of fossil hexactinellid Sponges, with a description of its two species, S. carteri and S. lobata, in: Ann. Mag. nat. Hist., (4.), Vol. 19, p. 1—25, tab. 1—5 u. 9 Textfigg.

1885a. —, On the physical characters of calcareous and siliceous Sponge-spicules and other structures, in: Sc. Proc. Dublin Soc. (N. S.), Vol. 4, p. 374—392, tab. 15 u. 7 Textfigg.

1885b. —, Note on the artificial deposition of crystals of calcite on spicules of a Calci-Sponge, ibid., Vol. 5, p. 73.

1888. —, Tetractinellida, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 25, 458 p., 44 tab. u. 1 Kart.

1901. Spemann, H., Über Correlationen in der Entwicklung des Auges, in: Verh. anat. Ges. (15. Vers. Bonn).

1903. —, Ueber Linsenbildung bei defekter Augenblase, in: Anat. Anz., Vol. 23, p. 457—464 u. 2 Textfigg.

1905. —, Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der primären Linsenbildungszellen, in: Zool. Anz., Vol. 28, p. 419—432 u. 9 Textfigg.

1907a. Über embryonale Transplantation, in: Verh. Ges. deutsch. Naturf. Ärzte, (1906), Teil 1, p. 189—201.

1907b. —, Neue Tatsachen zum Linsenproblem, ibid., Vol. 31, p. 379—386.

1907c. —, Zum Problem der Correlation in der tierischen Entwicklung, in: Verh. deutsch. zool. Gesellsch. (17. Vers.), p. 22—48.

1908. —, Neue Versuche zur Entwicklung des Wirbeltierauges, in: ibid. (18. Vers.), p. 101—110.

1889. Steinmann, G., Ueber Schalen- und Kalksteinbildung, Ber. naturf. Ges. Freiburg, Vol. 4, p. 288—293.

1899. —, Über die Bildungsweise des dunklen Pigments bei den Mollusken nebst Bemerkungen über die Entstehung von Kalkcarbonat, ibid., Vol. 11, p. 40—45,

1909. zur Strassen, O., Animal behavior and development, in: Proc. 7. internat. Zool. Congress, Boston (1907), p. 1—9 u. 5 Textfigg.

1882. Théel, Hj., Report on the Holothurioidea, Part 1, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 4, Part 13, 176 p. u. 46 tab.

1875. Vogelsang, H., Die Krystalliten, Bonn.

1905. Weinschenk, E., Ueber die Skeletteile der Kalkschwämme, in: Ctrbl. Mineral. Geol. Paläontol., No. 19, p. 581—588.

1892. Weismann, A., Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung, Jena, 628 p. u. 24 Textfigg.

1909. Weismann, A., Die Selektionstheorie, eine Untersuchung, Jena, IV u. 70 p., 1 Tab. u. 3 Textfigg.

1905. Woodland, W., Studies in spicule formation. 1. The development and structure of the spicules in Sycons: with remarks on the conformation, modes of disposition and evolution of spicules in calcareous Sponges generally, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 49 (1906), p. 231—282, tab. 13—15 u. 11 Textfigg.

—, 2. Spicule formation in Alcyonium digitatum; with remarks on the histology, ibid., p. 283—304, tab. 16 u. 17 u. 3 Textfigg.

—, 3. On the mode of formation of the spicular skeleton in the pluteus of Echinus esculentus, ibid., p. 305—325, tab. 18 u. 19 u. 8 Textfigg.

1906. —, 4. The scleroblastic development of the spicules in Cucumaridae; with a note relating to the plate-and-anchor spicules of Synapta inhaerens, ibid., p. 533—559, tab. 32—34 u. 4 Textfigg.

1907. —, 5. The scleroblastic development of the spicules in Ophiuroidea and Echinoidea, and in the genera Antedon and Synapta, ibid., Vol. 51 (1907), p. 31—43, tab. 3 u. 4 u. 1 Textfig.

—, 6. The scleroblastic development of the spicules in some Mollusca and in one genus of colonial Ascidians, ibid., p. 45—53, tab. 5 u. 1 Textfig.

—, 7. The scleroblastic development of the plate-and-anchor spicules of Synapta, and of the wheel spicules of the Auricularia larva, ibid., p. 483—509, tab. 29 u. 30 u. 6 Textfigg.

1907a. —, A preliminary consideration as to the possible factors concerned in the production of the various forms of spicules, ibid., p. 55—79.

1902. Zeleny, Ch., A case of compensatory regulation in the regeneration of Hydroides dianthus, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 13, p. 597—609 u. 3 Textfigg.

1905. —, Compensatory regulation, in: Journ. exper. Zool., Vol. 2, p. 1—102 u. 27 Textfigg.

1910. Ziegler, H. E., Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. Eine Studie über die Geschichte und die Grundlagen der Tierpsychologie. 2. Aufl. Mit einem Anhang: Die Gehirne der Bienen und Ameisen, Jena, VI u. 112 p., 2 tab. u. 16 Textfigg.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

Die geographische Verbreitung der Schmetterlinge.

Von Dr. **Arnold Pagenstecher.** Mit 2 Karten. 1909. Preis: 11 Mark.

Inhalt: Einleitung. Erster Teil. Die Faktoren der Verbreitung. Physische Faktoren. 1. Der Boden. 2. Die Temperatur (Wärme, Kälte, Licht). 3. Das Wasser. 4. Luftdruck und Winde. 5. Vegetation. 6. Symbiose. 7. Die Verbreitung der Lepidopteren in horizontaler und senkrechter Richtung. 8. Aktive Wanderungen der Schmetterlinge. 9. Kosmopolitismus bei Schmetterlingen. 10. Saisondimorphismus und Lokalvarietäten. Organische Faktoren. Geschichte. Eiszeit. 11. Bedeutung der Paläontologie. 12. Innere Faktoren. 13. Feinde der Lepidopteren. Schlußbetrachtungen.

Zweiter Teil. Die Faunengebiete. I. Das Nordpolargebiet. II. Das paläarktische (europäisch-sibirische) Gebiet. Das europäische, mittelländische, sibirische und mandschurische Untergebiet. III. Das indische Gebiet. Das indische, ceylonische, indochinesische und malayische Untergebiet. IV. Das australische Faunengebiet. Das austromalayische, australische und polynesische Untergebiet. Neuseeland. V. Das äthiopische Faunengebiet. Das westafrikanische, südafrikanische und madagassische Untergebiet. VI. Nordamerikanisches (nearktisches) Gebiet. VII. Südamerikanisches (neotropisches) Gebiet. Das chilenische, brasilianische, mexikanische (zentralamerikanische) und westindische Untergebiet (Antillen). VIII. Antarktische Gebiet.

Dritter Teil. Die geographische Verbreitung der Lepidopteren nach ihren Familien und Gattungen. — Karte der Faunengebiete. Karte des Malayischen Archipels.

Aus der Natur, 1909, Heft 13:

Dieses Buch, das wir der Arbeitskraft eines unserer bedeutendsten Schmetterlingskenner verdanken, bietet auch dem Zoologen, der nicht speziell Lepidopterologe ist, eine reiche Anregung. . . . Der Autor hat in diesem Werke eine ungeheure Menge von Einzeltatsachen zum ersten Male zusammengetragen und damit eine Basis geschaffen, auf welcher alle künftigen Fortschritte, welche die Wissenschaft bezüglich der Lepidopterenverteilung zutage fördern wird, weiterbauen müssen. Das Werk gehört daher zu dem unentbehrlichen Rüstzeug jedes Schmetterlingskenners, soweit er auf Wissenschaftlichkeit Anspruch haben will.

Die Bienen Afrikas nach dem Stande unserer heutigen Kenntnisse.

Von Dr. **H. Friese,** Schwerin i. M. Mit 2 kolorierten Tafeln, 19 Karten u. 1 Textfigur. (Abdruck aus L. Schultze, Zoologische und anthropologische Ergebnisse einer Forschungsreise im westlichen und zentralen Südafrika, ausgeführt in den Jahren 1903—1905 mit Unterstützung der Kgl. Preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Band II, Lieferung 2.) 1909. Preis: 36 Mark.

Naturwissenschaftl. Rundschau, 17. Nov. 1910:

. . . Wie wohlthuend wirkt es nun, wenn man ein Werk vor sich liegen hat, wie das des Herrn Friese über die Bienen Afrikas. Herr Friese hat die Bearbeitung der von Leonhard Schultze von seiner Forschungsreise in Südafrika mitgebrachten Bienenausbeute ausgedehnt zu einer umfangreichen, geradezu musterhaften Bearbeitung der Bienen Afrikas; nicht mit aufgenommen sind die Arten der paläarktischen Region und der madagassischen Subregion. Es sind nicht bloß sämtliche bisher bekannte Arten kritisch gesichtet und ausführlich beschrieben, größtenteils auch in Bestimmungstabellen gebracht, sondern es sind auch Betrachtungen über Verbreitung, natürliche Verwandtschaft der Formen, Einwanderungsstraßen, Einfluß von Klima und Existenzbedingungen usw. gebracht; zahlreiche Kartenskizzen und 2 Tafeln in Buntdruck sind beigegeben. Das Werk zeigt uns, welche gewaltige Arbeit die Bewältigung einer im Verhältnis artenarmen Gruppe birgt.

Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung.

Von Prof. **Johannes Meisenheimer.** Erster Beitrag: Ueber den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. Mit 2 Tafeln und 55 Figuren im Text. 1909. Preis: 6 Mark 50 Pf.

Naturwissenschaftl. Rundschau 1909, Nr. 45, 11. November:

. . . Jetzt liegen jene Untersuchungen über die Regeneration der Geschlechtsorgane sowie der Flügel der Schmetterlinge in vortrefflicher Ausstattung zusammengefaßt vor. . . . „Kaum können wohl schärfere Beweise, als sie die geschilderten Beobachtungen enthalten, dafür erbracht werden, daß Ausbildung wie Betätigung der psychischen Sexualcharaktere völlig unabhängig von einer Beeinflussung seitens der Geschlechtsdrüsen oder anderer Teile des Genitalapparates sich vollziehen. Eine Wechselwirkung zwischen primärem Geschlechtsapparat und Geschlechtsinstinkten besteht in keiner Form und in keinem Grade.“ Am Schlusse behandelt Verf. nach verschiedenen allgemein-biologischen Exkursen die Frage, was nun eigentlich bestimmend für die Entwicklung der männlichen oder weiblichen primären und sekundären Sexualcharaktere sei, und das Ergebnis ist, die Ursache müsse in der jungen Keimzelle gesucht werden. Damit ist auch ein Berührungspunkt mit der hochinteressanten Frage der Geschlechtsbestimmung, insbesondere mit den Hertwigschen Ideen hierüber gegeben. Obwohl wir noch nicht wissen, mit welchen Fragen sich die folgenden Beiträge Herrn Meisenheimers befassen werden, sehen wir ihnen doch mit Spannung entgegen. V. Franz.

Lehrbuch der Protozoenkunde.

Eine Darstellung der Naturgeschichte der Protozoen mit besonderer Berücksichtigung der parasitischen und pathogenen Formen. Von Dr. **F. Doflein,** a. o. Prof. der Zoologie a. d. Universität München. Dritte stark vermehrte Auflage. Mit 951 Abbildungen im Text. 1911.

Preis: 26 Mark 50 Pf., geb. 29 Mark.

Probleme der Protistenkunde.

Von **F. Doflein,** a. o. Prof. der Zoologie a. d. Universität München.

I. **Die Trypanosomen,** ihre Bedeutung für Zoologie und Kolonialwirtschaft. 1909. Preis: 1 Mark 20 Pf.

II. **Die Natur der Spirochaeten.** 1911. Preis: 1 Mark 20 Pf.

Die Konstitution der Protistenkerne

und ihre Bedeutung für die Zellenlehre von Prof. Dr. **Max Hartmann,** Privatdozent der Zoologie an der Universität Berlin. Mit 13 Abbildungen im Text. 1911. Preis: 1 Mark 60 Pf.

Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem.

Von Dr. **Max Hartmann,** Privatdozent an der Universität Berlin. Mit 27 Abbildungen im Text. 1909. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere.

Von **E. Korschelt,** Prof. in Marburg und **K. Heider,** Prof. in Innsbruck.

Allgemeiner Teil. Erste und zweite Auflage.

Erste Lieferung. Mit 318 Textabbildungen. 1902. Preis: 14 Mark.

Inhalt: I. Abschnitt. Experimentelle Entwicklungsgeschichte. 1. Kapitel. Der Anteil äußerer Einwirkungen auf die Entwicklung. 2. Kapitel. Das Determinationsproblem. 3. Kapitel. Ermittelungen der im Innern wirkenden Entwicklungsfaktoren. II. Abschnitt: Die Geschlechtszellen, ihre Entstehung, Reifung und Vereinigung. 4. Kapitel. Ei und Eibildung. 5. Kapitel. Sperma und Spermatogenese.

Zweite Lieferung. Mit 78 Textabbildungen. 1903. Preis: 5 Mark 50 Pf.

Inhalt: 6. Kapitel. Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. Anhang: Theorie der Vererbung.

Dritte Lieferung. Mit 104 Textabbildungen. 1909. Preis: 4 Mark 50 Pf.

Inhalt: III. Abschitt. Furchung und Keimblätterbildung. 7. Kapitel. Die Furchung.

Vierte Lieferung. 1. Hälfte. Mit 217 Textabbildungen. 1910. Preis: 7 Mark 50 Pf.

Inhalt: 8. Kapitel. Keimblätterbildung.

Vierte Lieferung. 2. Hälfte. Mit 328 Abbildg. im Text. 1910. Preis: 11 Mark.

Inhalt: 9. Kapitel. Ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Archiv für Entwicklungsmechanik. XIV, 1/2 (über Lfg. 1):

. . Korschelt und Heider ist es nun zu danken, daß die deutsche Sprache es ist, die das erste, die Ergebnisse der drei Hauptabschnitte der jetzigen Entwicklungsmechanik umfassende, objektiv geschriebene Werk und zwar in vorzüglicher, klarer Darstellung besitzt. Zugleich muß es den Autoren oder dem Autor besonders hoch angerechnet werden, daß er viel Mühe und Sorgfalt darauf verwendet hat, vieles bisher beständig falsch Berichtete durch seine Darstellung zu berichtigen und manches von den Spezialarbeitern beständig Uebersehene aufzufinden und an der richtigen Stelle dem Ganzen einzufügen. . . Wir dürfen uns von dem wertvollen Werke sowohl eine wesentliche Klärung der Ansichten, als auch eine weitergehende Förderung unserer Disziplin versprechen: nämlich einen Zuwachs an gut informierten Mitarbeitern sowie einen Zuwachs an Interesse und Achtung bei den Vertretern der anderen biologischen Forschungsrichtungen. Es ist daher dem Buche die weiteste Verbreitung zu wünschen. W. Roux.

Archiv f. Rassen- u. Gesellschafts-Biologie. 1905. 1. Heft (über Lfg. 2):

Jene feinen Prozesse, die zu den subtilsten und schwierigsten Darlegungen der Mikroskopiker gehören, finden sich hier in klarer und übersichtlicher Weise zusammengestellt und durch zahlreiche Abbildungen erläutert. . . Ein sehr vollständiges Literaturverzeichnis bildet den Schluß dieses für jeden Naturforscher kaum zu entbehrenden Werkes. Dr. v. Buttel-Reepen.

Archiv f. Entwicklungsmechanik f. Organismen. 1909. Heft 2 (über Lfg. 3):

Wir sind froh, daß jetzt diese sorgfältige und eingehende Behandlung des wichtigen Abschnittes des ausgezeichneten Lehrbuchs Korschelt-Heiders in unseren Händen ist. W. Roux.

Biologisches Zentralblatt 1910, Nr. 19 (über Lfg. 4, I):

. . . Die vorliegende Lieferung des so wertvollen, eingehenden und für jeden Morphologen und experimentell arbeitenden Embryologen unentbehrlichen großen Werkes enthält innerhalb des vortrefflichen Textes 217 Abbildungen. (O. Schultze, Würzburg).

Diesem Heft liegt ein Prospekt bei von **Gustav Fischer,** Verlag in **Jena,** über **„Schneider, Einführung in die Deszendenztheorie“ (2. Aufl.).**

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

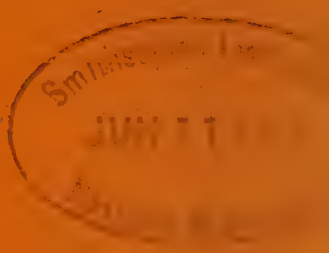
ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG
FÜR
ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN
VON
PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN

EINUNDDREISSIGSTER BAND
ZWEITES HEFT
MIT 4 TAFELN UND 10 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1912



Inhaltsübersicht.

Seite

Hoppe, Julian, Die Atmung von Notonecta glauca. Mit Tafel 1—2 189

Oetcke, Ernst, Histologische Beiträge zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei den Araneiden. Mit Tafel 3 und 2 Abbildungen im Text 245

Clementi, Antonino, Sui Meccanismi Nervosi che regolano la Coordinazione dei Movimenti Locomotorii nei Diplopodi. Con 8 figure nel testo 277

Kosminsky, Peter, Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge. Mit Tafel 4 297

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Soeben wurde vollständig:

Handbuch der Biochemie des Menschen und der Tiere

unter Mitwirkung der hervorragendsten Gelehrten, herausgegeben von Professor Dr. phil. et med. **Carl Oppenheimer** in Berlin.

Erster Band. Erster Hauptteil. **Die chemischen Baustoffe der tierischen Substanz.** — Allgemeine Methodik der Analyse organischer Stoffe. — Physikalisch-chemische Methodik in biochemischer Anwendung. — Die anorganischen Bestandteile der tierischen Substanz. — Die Fette und Lipoide. — Die Kohlehydrate. — Proteine. — Die tierischen Farbstoffe. — Sonstige Kohlenstoffverbindungen des Tierkörpers. — Die wichtigsten Eigenschaften des kolloiden Zustandes der Stoffe.
Mit 43 Abbildungen im Text. 1909. Preis: 30 Mark, geb. 32 Mark 50 Pf.

Zweiter Band. I. Hälfte. Zweiter Hauptteil. **Chemie und chemische Funktion der Zelle.** — Biochemie der Zelle. — Spezifische Bindung und Antikörperbildung.
Mit 12 Abbildungen im Text. 1910. Preis: 24 Mark 50 Pf., geb. 27 Mark.

Zweiter Band. II. Hälfte. Dritter Hauptteil. **Chemie und chemische Funktion der Gewebe und Organe** — Blut und Lymphe. — Stützgewebe, Integumente und Muskelgewebe. — Nerven- und Sinnesorgane. — Chemie der Neubildungen.
Mit 1 Abbildung im Text. 1909. Preis: 14 Mark, geb. 16 Mark.

Dritter Band. I. Hälfte. Vierter Hauptteil. **Die Drüsen und die Absceidungen.** — Sekretorische Drüsen und Sekrete. — Innere Sekretion. — Genitalien. — Exkretorische Drüsen und Exkrete.
Mit 6 Abbildungen im Text. 1910. Preis: 27 Mark 50 Pf., geb. 30 Mark.

Dritter Band. II. Hälfte. Fünfter Hauptteil. **Ernährung, Verdauung und Resorption.** — Allgemeine biochemische Grundlagen der Ernährung, allgemeine Zusammensetzung des Körpers. — Die Verdauung. — Die Resorption. — Verdauung und Resorption bei Wirbellosen.
1909. Preis: 11 Mark, geb. 13 Mark.

Vierter Band. I. Hälfte. Sechster Hauptteil. **Gaswechsel und Stoffwechsel I.** — Einleitung. — Die Gase des Körpers und der Gaswechsel. — Umsatz der Nährstoffe. — Intermediärer Stoffwechsel. — Allgemeine Theorie des Stoffwechsels. 1911. Preis: 27 Mark 50 Pf., geb. 30 Mark.

Vierter Band. II. Hälfte. Siebenter Hauptteil. **Energiewechsel und Stoffwechsel II.** — Energiewechsel. Stoffaustausch zwischen Mutter und Frucht. — Störungen des Allgemeinstoffwechsels. — Spezielle Stoffwechselstörungen. — Gesamtstoffwechsel bei Anämien, Kachexien usw. — Gesamtstoffwechsel der Nichtsäuger. — Physikalisch-chemische Grundlagen der Fermentwirkungen.
1910. Preis: 20 Mark, geb. 22 Mark 50 Pf.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Atmung von Notonecta glauca.

Von

Julian Hoppe.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Greifswald.)

Mit Tafel 1—2.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.
Literaturübersicht. Zahl und Lage der Stigmen. Morphologie des Thorax. Morphologie des Abdomens. Atmung.
Technik.

Atmung der Larve.

I. Morphologische Betrachtungen.
Umformungen am Thorax. Mesothorax und das 2. Stigma. Das 1. Flügelpaar. Metathorax. Das 2. Flügelpaar. Das 3. Stigma. Zweckmäßigkeit der Umformungen am Thorax.
Morphologie des Abdomens.
II. Normale Atmung.
III. Atmung unter abnormen Verhältnissen.
Bau und Wirkungsweise des Analkonus. Einiges über das Aufklappen der Atemrinne. Putzen der Haare. Anormale Luftaufnahme durch die Atemöffnung. Versuche. Aufklappen der Atemrinne. Versuch mit Kohlensäure.

Atmung der Imago.

I. Morphologie des Thorax unter Berücksichtigung der Wege für die Atemluft. Atemöffnung.

II. Normale Atmung.
III. Atmung unter abnormen Verhältnissen.
Versuche. Aufklappen der Atemrinne. Versuche mit Kohlensäure.
IV. Die Ansichten von BROCHER verglichen mit unseren Resultaten.
Atmung unter Luftabschluß.
Biologische Notizen.
Beziehungen zwischen *Notonecta* und anderen Wasserwanzen.

Einleitung.

Die Literatur über die Wasserwanzen oder Hydroceres ist eine ziemlich umfangreiche. Die interessante Familie der Notonectidae und im besonderen *Notonecta glauca* ist des öfteren der Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gewesen. Dagegen beschäftigen sich nur wenige Arbeiten eingehend mit der Atmung der *Notonecta*. Hier und da findet man einzelne kurze Bemerkungen, die zum Teil miteinander in Widerspruch stehen. Im Jahre 1909 ist von BROCHER die Abhandlung: „Recherches sur la respiration des insectes aquatiques adultes. La Notonecte“ erschienen, die sich ausführlich mit der Atmung der Imago beschäftigt. Diese Arbeit hat mir manche Anregung gegeben. Meine Untersuchungen kommen in mehrfacher Hinsicht zu anderen Resultaten als die des genannten Autors. Die Atmung der Larve ist bisher noch gar nicht ausführlich behandelt worden. Die kurzen Bemerkungen, die man in der Literatur hierüber findet, sind im allgemeinen recht zweifelhaft. Ich will die Atmung der *Notonecta glauca*, Larve wie Imago, mit besonderer Berücksichtigung der anatomischen und morphologischen Verhältnisse zusammenhängend darstellen.

Literaturübersicht.

Zahl und Lage der Stigmen. Über die Frage nach der Zahl der Stigmen hat man sich erst in neuerer Zeit geeinigt. Eine genaue Übersicht über die Literatur findet sich bei HAGEMANN: „Beiträge zur Kenntnis von Corixa.“ Ich will daher an dieser Stelle nur die Resultate der Forschung wiedergeben.

Bei allen Hemipteren finden sich 10 Paar Stigmen. Embryonal werden 2 thoracale Stigmen angelegt, die dem Meso- und Metathorax angehören. Die übrigen Stigmen gehören dem Abdomen an. Es findet nun im Laufe der Entwicklung eine Verlagerung der drei

ersten Stigmen statt. Das erste kommt zwischen Pro- und Mesothorax, das zweite in den Mesothorax und das dritte in den Metathorax zu liegen. Der Einfachheit wegen werde ich die Stigmen im Folgenden fortlaufend numerieren.

Nach der vorhergehenden Erörterung müssen wir uns wundern, daß im Jahre 1909 Brocher in seiner obenerwähnten Arbeit 3 thoracale und 7 abdominale Stigmen annimmt. Er gibt sich als Entdecker des letzten Stigmas aus. Er sagt: „La Notonecte n'inspire que par les stigmates, inconnus jusqu' alors, de son septième segment."

Morphologie des Thorax. Eine ausführliche Darstellung der Thoraxmorphologie der Hemipteren findet sich in der „Einleitung" der Arbeit von Fieber: „Die europäischen Hemipteren 1861". „In seiner einfachsten Bildung besteht der Thorax aus 3 Hornringen, von welchen der vordere Prothorax in viel freierer Verbindung mit den nächsten beiden fest verwachsenen, dem Mesothorax und dem Metathorax steht." Der Prothorax besteht aus 4 Stücken, dem die Dorsalseite darstellenden Pronotum, dem ventral gelegenen Prosternum, dem Vorderbrustxiphus und einem paarigen Skeletstück, das Fieber als Omium (Vorderschulterblatt) bezeichnet. Am Mesothorax unterscheidet er zunächst das Mittelrückenstück, Mesonotum, das sich aus 2 Teilen, dem Dorsulum und dem Scutellum (Schildchen), zusammensetzt. Die Unterseite des Mesothorax wird als Mittelbrust bezeichnet. Bei *Notonecta* besteht sie nach Fieber aus dem mittleren größeren Mittelbruststück (Mittelbrustbein, Mesosternum). Zu dessen beiden Seiten befindet sich je eine Scapula, die nach oben mit dem Dorsulum verwachsen ist. An dem Metathorax, der mit dem Mesothorax fest verbunden ist, wird die Dorsalseite vom Hinterrücken oder Metanotum eingenommen. Die Unterseite besteht aus der Hinterbrust oder dem Metasternum, dessen hinterer Rand den Xiphus der Hinterbrust trägt. Die Mittelbrust setzt sich wieder aus 2 Teilen zusammen, dem Metasternum und den Pleuren.

Einen bedeutenden morphologischen Wert besitzt die Arbeit von Heymons „Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten 1899", dadurch, daß auch die embryonale Entwicklung verschiedener Hydroceres in Betracht gezogen wird. In einem frühen embryonalen Stadium zeigen sich 6 zapfenförmige Vorsprünge, 3 größere und 3 kleinere. Die ersteren sind die Anlagen der Thoraxbeine, die letzteren die Anlagen der Tergite, der Rücken-

stücke. Die Beinanlagen werden später durch Einkerbungen zunächst in vier Abschnitte voneinander gesondert, die Heymons als Coxa, Femur, Tibia und Tarsus anspricht. „Später gliedert sich am proximalen Ende des Femur und der Coxa abermals ein weiteres Stück ab. Das erstere ist der bekannte Schenkelring, Trochanter, das zwischen Rumpf und Coxa befindliche Stück bezeichne ich als Subcoxa.“ Die Subcoxa wird dann später zur Bildung der Bauchseite des Thorax herangezogen. Die Vereinigung zwischen dem Subcoxalgliede und der Sternalplatte kann nun einen verschiedenen Grad haben. Während die Subcoxa im Meso- und Metathorax noch deutlich durch Nähte von den anderen Chitinstücken getrennt ist, hat die Vereinigung im Prothorax derartige Fortschritte gemacht, daß man eine selbständige Subcoxalplatte nicht mehr entdecken kann. Im Prothorax scheint mir die Subcoxalplatte identisch zu sein mit Fieber's Omium. Im Mesothorax sind es die Scapulae und im Metathorax die Pleuren bei Fieber, die den Subcoxalplatten entsprechen. Die zwischen den Beinen gelegene Fläche liefert die entsprechenden Sternite. Die Tergitanlagen sondern sich nach Umrollung des Keimstreifens in 2 Abschnitte. Der eine Teil ist schmal und liegt lateral von der Ansatzstelle der Extremität. Er liefert den ventralwärts umgebogenen Seitenrand der Rückenplatte. „Dieser Rand beteiligt sich bei der Larve an der Herstellung der Ventralfläche des Körpers, er entspricht bestimmten Chitinstücken, die auch im Abdomen auftreten und welche ich Paratergite nennen will.“ Der andere Teil der Tergitanlage dehnt sich aus, umwächst den Dotter und vereinigt sich zu der eigentlichen Rückenplatte, dem Tergit. Nachdem sich im embryonalen Leben die Beinanlagen in 4 Teile geteilt haben, treten bald darauf Stigmen auf. Sie liegen am vorderen Rande des Meso- und Metathorax. „Das dem Mesothorax angehörende Paar nimmt nämlich eine intersegmentale Lage zwischen Meso- und Prothorax ein und gelangt schließlich noch während der Embryonalzeit vollkommen in den hinteren Abschnitt des letzteren. In ähnlicher Weise tritt das dem Metathorax zuzurechnende Paar in den Mesothorax. Gewissermaßen als Ersatz dafür schließt sich das erste abdominale Stigmenpaar dem Hinterrande des Mesothorax [gemeint ist wohl der Metathorax. D. Verf.] an“. Das als Pleurit bezeichnete Skeletstück, das bei *Corixa* und *Nepa* vorhanden ist, fehlt bei *Notonecta* ganz. Im folgenden will ich die von Heymons geprägten Bezeichnungen der Skeletteile benutzen.

Morphologie des Abdomens. Nach Fieber ist die Zahl

der Hinterleibsringe bei den Hemipteren eine verschiedene (6 bis 8). Auch wechselt die Zahl der Schienen des Hinterleibsrückens gegen jene des Bauches. Die Schienen des Rückens, Segmenta dorsalia, sind durch den gleichsam von der Bauchseite auf den Rücken umgeschlagenen Verbindungsrandstreif, Connexivum, mit den Schienen der Bauchseite verbunden.

Im Jahre 1893 erbrachte Verhoeff in der Abhandlung „Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente der weiblichen Hemiptera-Heteroptera und Homoptera" den Beweis, daß bei den Hemipteren 10 Abdominalsegmente vorhanden sind. Verhoeff's „Untersuchungen verfolgen nun keineswegs lediglich den Zweck des Nachweises der Anzahl 10, vielmehr sollen dieselben überhaupt in ihren anatomischen Verhältnissen klargelegt werden einschließlich der Annexe, unter denen die Genitalanhänge die wichtigsten sind". Es werden an jedem Segment (3—7) 4 verschiedenartige Skeletstücke unterschieden. Der Rücken wird von der Dorsalplatte eingenommen, zu deren beiden Seiten sich die nach unten gebogenen „oberen Pleuren" anlegen. Auf der Bauchseite findet sich die Ventralplatte, die seitlich von den stigmentragenden „unteren Pleuren" eingefaßt wird. Die „obere Pleure" ist identisch mit Fieber's Connexivum.

Heymons stellt in seiner oben erwähnten Arbeit fest, daß sich beim Keimstreifen 11 deutliche Segmente anlegen. Schon in diesem Stadium treten in den ersten 8 Abdominalsegmenten Stigmen auf. Die Tergite entstehen ebenso wie am Thorax. Auch am Abdomen besitzen die Tergite 2 kleinere laterale Abschnitte, nämlich die ventralwärts umgeschlagenen Paratergite, die mit den „oberen Pleuren" Verhoeff's identisch sind. Bei den Imagines finden sich in den Segmenten 3—7 Parasternite, die von den Sterniten deutlich abgesetzt sind. Verhoeff's „untere Pleuren" nennt also Heymons Parasternite. Ferner sind bei Heymons an Stelle der Bezeichnungen „Dorsalplatte" und „Ventralplatte" die Ausdrücke „Tergit" und „Sternit" gewählt. „Die Bestandteile des 11. Abdominalsegmentes verschmelzen schon beim Embryo zur Bildung eines kegelförmigen Zapfens, der die Bezeichnung Analkonus führen mag. Tergit und Sternit des 10. Abdominalsegmentes werden zu einem Ring, der den Analkonus umschließt" (s. Fig. 4). Zwischen Analkonus und dem 10. Abdominalsegment befindet sich eine weite Intersegmentalhaut. Im 8. Segment haben sich die stigmentragenden Lateralteile abgegliedert. Beim Weibchen verschmelzen sie mit den Paratergiten

Beim Männchen ist das 10. Stigma in die weiche Bindehaut zwischen Rücken- und Bauchplatte gelangt.

Literatur über die Atmung. Von den älteren Autoren ist zunächst DUFOUR zu erwähnen. In seinem Werke: „Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hemiptères. Paris 1833", spricht er von 6 Paar im Abdomen gelegenen Stigmen, die nach seiner Ansicht zum Gasaustausch dienen. BURMEISTER sagt in seinem Werke: „Handbuch der Entomologie. 1835" über die Art der Luftaufnahme folgendes: „Um Luft zu holen kommen sie an die Oberfläche und stecken die Bauchseite heraus, welche dann zwischen ihren vielen Haaren Luft faßt und mit dieser versehen sucht das Insekt die Tiefe." Mit dem Akt des Ein- und Ausatmens beschäftigt sich die von PLATEAU im Jahre 1884 veröffentlichte Abhandlung: „Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des Insectes." Im folgenden kommen wir auf diese Arbeit näher zurück. Eine interessante Beobachtung veröffentlicht S. H. COMSTOCK in der kurzen Notiz: „Note on respiration of aquatic bugs. 1887." Er brachte die Tiere unter Luftabschluß ins Wasser und bemerkte, daß von dem Raum unter den Flügeln her eine Luftblase am Bauche auftrat und mittels der Beine gegen das Abdomen gepreßt wurde. Diese Tatsache werden wir später ausführlich besprechen. Im Jahre 1891 veröffentlicht SCHMIDT-SCHWEDT in der Abhandlung: „Kerfe und Kerflarven des süßen Wassers" einiges über die Atmung der *Notonecta*, was ich hier wörtlich wiedergeben will. „Zur Atmung steckt er, den Schwimmkäfern ähnlich, das Hinterleibsende aus dem Wasser." Er bespricht dann genau die Lage der thoracalen und abdominalen Stigmen. Weiter sagt er: „Die Luft aber wird von dem Hinterleibsende nach diesen Stigmen in eigentümlicher Weise geleitet. Es ist nämlich der Bauch in der Mitte gekielt und wiederum an den Rändern erhaben, so daß 2 seitliche, freilich flache Rinnen entstehen. Über diesen Rinnen stehen je 2 Haarreihen, eine vom Außenrande und eine von der Mitte her und unter solchem Haardach wird die Luft in den beiden Rinnen von hinten her zur Brust und zwischen den Haaren weiter zu den Stigmen fortgeleitet. Nicht selten sieht man die Hinterbeine, Geigenbogen vergleichbar, über den Hinterleib hinfahren, um die Luft in der einen oder anderen Richtung fortzuschieben. Hin und wieder klappen auch an der Oberfläche die Haarreihen auseinander. Die Außenränder der 3 letzten Segmente sind übrigens noch mit nach außen gerichteten Haaren versehen und diese ruhen beim Atmen auf der Oberfläche."

Die ausführlichste Arbeit, die sich mit der Frage der Atmung beschäftigt, ist von Brocher im Jahre 1909 veröffentlicht worden. Durch zahlreiche Versuche sucht der Autor seine Ansicht über die Atmung darzulegen, deren Kern folgender ist. Das Einatmen geschieht normalerweise durch das 10. Stigma, das Ausatmen durch die übrigen und im besonderen durch die 3 ersten Stigmen. Über die Luftschicht, die die *Notonecta* am Bauche mit sich führt, sagt er: „Je conclus donc que chez la Notonecte et probablement chez les autres insectes aquatiques, l'air qui est conservé adhérent au corps est de l'air expiré." Nur in besonderen Fällen werden die abdominalen Stigmen zum Einatmen benutzt. Näher will ich an dieser Stelle auf die Arbeit nicht eingehen, da ich später Brocher's Resultate spezieller mit den meinigen vergleichen werde.

Über die Atmung der Larven findet man in der Literatur fast gar keine Angaben. Brocher spricht die Vermutung aus, daß es bei Larven jüngsten Stadiums noch keinen Unterschied zwischen exspiratorischen und inspiratorischen Stigmen gäbe. Er ist dagegen der Ansicht, daß bei älteren Larven die Art der Atmung dieselbe sei wie bei den Imagines.

Technik.

Meine Beobachtungen sind zum großen Teil an lebenden Objekten ausgeführt. Zu manchen Zwecken empfiehlt es sich, das Tier zu fixieren. Hierzu klebte ich auf einen Objektträger 2 Glasleisten, so daß das Tier, auf den Rücken gelegt, gerade hineinpaßte. Mit einem Gummibande wurde es dann festgeklemmt.

Einen großen Teil meiner Objekte konservierte ich in Alkohol 96 %. Um das Eindringen der Konservierungsflüssigkeit in das Innere des Körpers zu ermöglichen, schnitt ich die Objekte der Länge nach am Rücken auf, oder ich trennte Kopf, Thorax und Abdomen voneinander. Des öfteren schnitt ich auch die Beine ab. Das Alkoholmaterial eignete sich für Totalpräparate und besonders gut für totale Muskelpräparate. Letztere färbte ich durchgehend mit Boraxkarmin. Zu Schnitten verwandte ich oft Objekte, die in Formolchromessigsäure fixiert waren. Ich ließ die Objekte 8 Stunden in dieser Lösung, entwässerte sie dann 24 Stunden lang und führte sie dann allmählich in hochprozentigen Alkohol über. Für Schnitte von Tieren, die ich in dieser Weise fixiert hatte, wandte ich die Färbung mit Eisenhämatoxylin (Heidenhain) an. Alkoholmaterial

scheint sich jedoch für diese Färbungsmethode besser zu eignen. Um das Abschwimmen der Schnitte zu verhindern, wandte ich nach Angaben von Schwabe eine Photoxylinlösung an, in die ich die auf einem Objektträger befindlichen Schnitte nach Auflösen des Paraffins brachte. Zupfpräparate wurden oft an frischen Tieren nach vorausgegangener Ätherisierung ausgeführt. Zum Aufsuchen von Stigmen und zur Informierung über den Bau und die Lage der einzelnen Chitinteile, eigneten sich am besten Kalilaugepräparate. Sie leisteten mir sehr gute Dienste, wenn ich sie mit Eisenhämatoxylin färbte. Die hierzu verwendeten Chitinteile wurden vorher gebleicht. Die Färbung wurde in der Weise vorgenommen, daß ich das Chitin 24 Stunden lang in Beize legte und dann 2 Stunden lang in Hämatoxylin.

Das zur Bearbeitung nötige Material fand ich reichlich in den Tümpeln bei Greifswald.

Atmung der Larve.

Im allgemeinen gleichen bei den hemimetabolen Insecten die Larven, abgesehen vom Vorhandensein der Flügel, in ihrer äußeren Körperform den Imagines. Dies ist auch bei *Notonecta* der Fall. Bei genauerem Zusehen findet sich eine ganze Reihe von Verschiedenheiten und Abänderungen vor. Die Verschiedenheit in der Lage der Stigmen und der Morphologie des Thorax bei den Larven veranlassen mich, die einzelnen Entwicklungsstadien genauer zu besprechen. Da ich in der Literatur keine sicheren Angaben über die Zahl der Larvenstadien gefunden habe (Kuhlgatz gibt, wenn ich ihn richtig verstehe, in: „Brauer, Die Süßwasserfauna Deutschlands, 1909“, 4 Larvenstadien an), so bemühte ich mich, darin Klarheit zu schaffen. Bei *Notonecta glauca* kommen 5 Larvenstadien vor, deren Größenverhältnisse im folgenden angeführt sein mögen.

	lang	breit	hoch	Produkt
1. Stadium	2,5 mm	1 mm	0,7 mm =	1,75 cbmm
2. „	3,5 „	1,3 „	1,1 „ =	5 „
3. „	5,5 „	2 „	1,5 „ =	16,5 „
4. „	8 „	3 „	2 „ =	48 „
5. „	11 „	5 „	2,5 „ =	137,8 „

Bilden wir die Produkte aus den drei Abmessungen, so geben sie uns Verhältniszahlen für die Volumina an. Wir finden, daß das

folgende Larvenstadium immer etwa die dreifache körperliche Ausdehnung des vorhergehenden hat.

I. Morphologische Betrachtungen.

Umformungen am Thorax.

Mesothorax und das 2. Stigma. Betrachten wir den Brustabschnitt einer Larve I auf seine äußere Form hin, so finden wir, daß der Rücken eine starke Wölbung zeigt, die seitlich durch eine scharfe Kante gegen die flache Bauchseite abgetrennt ist. Nehmen wir diese scharfe Kante am Meso- und Metathorax näher in Augenschein, so finden wir an dieser Stelle eine Naht. Es stoßen hier nämlich vom Rücken her die Tergite und die ventral gelegenen, von Heymons mit den Namen „Paratergite“ belegten Chitinstücke zusammen. Nach der Mittellinie des Körpers hin machen die Paratergite des Meso- und Metathorax eine scharfe Knickung dorsalwärts und gehen dann in die entsprechenden Subcoxalplatten über (Taf. 1 Fig. 3a, Pt_2). Auf diese Weise ragen die Paratergite etwas über die benachbarten Teile des Bauches hinaus. Die nach der Mittellinie des Körpers zu gelegene scharfe Kante der Paratergite (*Pt*) 2 und 3 ist mit langen Haaren besetzt. Auf diese Weise wird bei der Larve I eine flache Rinne gebildet. Da diese Rinne zur Leitung der Atemluft am Thorax dient, so nenne ich sie „thoracale Atemrinne.“ Die Fig. 3a zeigt sie uns im Querschnitt. In ihr liegt das 2. Stigma. Es liegt in der Subcoxa (*Sbp*) 2 (Fig. 1, St_2). Letztere erleidet nun im Laufe der weiteren Entwicklung eine Modifikation, welche die Umlagerung des Stigma 2 bedingt. Bei Larve I ist die Subcoxalplatte des Mesothorax nur wenig gewölbt, so daß die Öffnung des 2. Stigma fast völlig ventralwärts zeigt (Fig. 3a). Die oben geschilderte Atemrinne ist dementsprechend ziemlich flach. Sie vertieft sich im Laufe der weiteren Entwicklung erstens durch Emporwölben der Subcoxalplatten des Meso- und Metathorax und zweitens dadurch, daß der dorsalwärts umgeschlagene Teil des Paratergits 2 eine größere Ausdehnung annimmt. Vergleicht man die schematisch ausgeführten Querschnitte der Larve II und III (Fig. 3b und 3c), so findet man, daß sich die Subcoxa 2 allmählich dermaßen stark emporwölbt, daß die Stigmenöffnung nicht mehr wie bei Larve I bauchwärts, sondern schon bei Larve III völlig nach der Seite zeigt. Das Stigma 2 kommt auf diese Weise in eine schmale und tief in den

Körper einschneidende Rinne zu liegen, die einerseits von der Subcoxa 2 und andrerseits von dem Paratergit gebildet wird. Die den Paratergiten 2 und 3 aufsitzenden Haare, die bei der Larve I und auch bei Larve II entsprechend der Flachheit der Rinne so lang waren und genau so, wie es bei den Haaren der Atemrinne am Abdomen der Fall ist, in einer Reihe standen, werden nun kürzer und erhalten eine mehr unregelmäßige Anordnung. Letzteres ist der Grund dafür, daß ich sie in die schematischen Querschnitte der älteren Larvenstadien nicht aufgenommen habe. Wir sehen also, daß eine allmähliche Umlagerung des Stigma 2 durch Emporwölben der Subcoxalplatte des Mesothorax zustande kommt (Fig. 3a bis e).

Das 1. Flügelpaar. Blickt man auf Larve I vom Rücken her, so findet man, daß das Tergit 2 an den Seitenkanten in eine durch eine Biegung des Hinterrandes angedeutete Spitze ausläuft, die nach hinten gerichtet ist. Diese Falte, die sich im Laufe der weiteren Entwicklung vergrößert, ist nichts anderes als die Deckflügelanlage. Die an das Tergit 2 stoßende Seitenkante des Paratergit 2 ist bis zum Ende der genannten Spitze ausgezogen. An der Bildung des Deckflügels nehmen das Tergit und das Paratergit in gleicher Weise teil. Bei Larve II tritt die Flügelanlage deutlicher hervor (Taf. 1 Fig. 2a). Betrachtet man die seitliche Kante des Körpers, die von den Tergiten und Paratergiten des Meso- und Metathorax gebildet wird, also die Linien AC in Fig. 2a bis d, so nimmt bei Larve II die Flügelanlage $^1/_3$ der ganzen Länge ein. Also AB : AC = 1 : 3 (Fig. 2a). Das Verhältnis der Flügelanlage zu der genannten Kante läßt uns die einzelnen Larvenstadien leicht auseinanderhalten. Bei Larve III ist das Verhältnis AB : AC gleich 1 : 2 (Fig. 2b). Bei Larve IV ist AB : AC = 2 : 3 (Fig. 2c). Bei Larve V reicht der Flügelansatz bis zum Ende des Metathorax (Fig. 2d). Die bei Larve I am Mesothorax durch das Paratergit gebildete seitliche Begrenzung wird später durch die Subcoxalplatten ersetzt. Es entsteht so eine tief einschneidende Rinne zwischen Paratergit und Subcoxa, die bei der Imago zu einer Trennung führt.

Metathorax: Ein etwas anderes Bild geben uns die Veränderungen am Metathorax. Wir wollen uns zunächst die Fig. 1 vor Augen halten. Die Subcoxa 3 hat eine größere Ausdehnung als die Subcoxa 2. Ihre seitliche dem Paratergit 3 benachbarte Kante nimmt nur die halbe Länge des Metathorax ein. Ihr hinterer Rand

verläuft in einem leichten S-förmigen Bogen in schräger Richtung nach hinten zum Xiphus des Metathorax. Die Tergite und Paratergite geben bei Larve I im Querschnitt dasselbe Bild wie im Mesothorax. Zwischen Paratergit 3 und Subcoxa 3 schiebt sich ein schmales Chitinband, das von der hinteren und seitlichen Ecke der Subcoxa 3 in einem Bogen nach dem Vorderrande des 2. abdominalen Sternits verläuft und sich mit diesem fest verbindet. In ihm liegt das Stigma 3 (Fig. 1, St_3). Ich komme auf dieses Skeletstück, welches als das Sternit des 1. Abdominalsegments anzusprechen ist, noch später zurück. Die Fig. 11a auf Taf. 2 stellt uns einen Querschnitt durch die hintere Hälfte des Metathorax bei Larve I dar. Hier sehen wir wie das Paratergit 3 in das 1. abdominale Sternit übergeht, um sich in der Subcoxa 3 fortzusetzen. Wie im Mesothorax, so wölbt sich auch im Metathorax die Subcoxa 3 im weiteren Verlaufe der larvalen Entwicklung stark empor, so daß auch hier eine tief in den Körper einschneidende Rinne entsteht. Das 1. abdominale Sternit sinkt auf diese Weise tiefer in den Körper hinein (Fig. 11b und c). Die Subcoxa 3 erfährt im Laufe der Entwicklung eine Umformung. Ihr Hinterrand wächst nach hinten zu, so daß sie sich immer mehr über die Coxa 3 schiebt. Bei Larve III hat sie sich fast bis zum Vorderrand des abdominalen Sternums vorgeschoben (Fig. 10). Diese Ausdehnung der Subcoxa des Metathorax hat bei der Imago eine große Bedeutung. Später komme ich darauf zu sprechen. Durch dieses Wachstum hebt sich das Hinterende als freie Falte ab, wie es auf den Querschnitten 11b und 11c zu sehen ist.

Das 2. Flügelpaar. Ähnlich wie im Mesothorax, so bildet sich auch im Metathorax die Anlage des 2. Flügelpaares unter dem Paratergit und dem Tergit dieses Brustabschnittes aus. Betrachtet man die Larven von der Bauchseite, so sind bei den Larven I bis IV deutlich zwei voneinander getrennte Paratergite des Meso- und Metathorax zu erkennen (Fig. 1 und Fig. 10). Erst bei Larve V ist die Anlage des 1. Flügelpaares soweit nach hinten gewachsen, daß es das Paratergit 3 vollkommen verdeckt. Die Querschnitte 11b und 11c demonstrieren uns diesen Übergang. Noch bei Larve IV (Fig. 11b) tritt das Paratergit frei hervor. Bei Larve V wird es in seiner Ausdehnung relativ kleiner (Fig. 11c, Pt_3). Während es bei Larve IV noch an der äußeren Körperbegrenzung teil hat und deshalb hier aus ziemlich hartem Chitin besteht, tritt es durch die Überlagerung 1. Flügelpaares in dieser Funktion zurück. Es wird daher weich-

häutig. Bei einer älteren Larve V, die kurz vor der Häutung zur Imago steht, läßt sich auf dem Querschnitt unter dieser weichen Haut eine Anlage des 2. Flügelpaares erkennen (Fig. 11c, Fl_2).

Das 3. Stigma. Im Anschluß an die Morphologie des Thorax will ich das 3. Stigma behandeln, da dieses eine Umlagerung in den Brustabschnitt erfährt. Bei der Larve liegt dieses Stigma in einem schmalen Bande, das sich wie schon oben erwähnt, an das 2. abdominale Sternit anlegt. Dieses Band ist als das Sternit des 1. abdominalen Segments anzusprechen (Fig. 1, Ste_1a und Fig. 9a und b). An den Seiten ist es in zwei lange Enden ausgezogen, die in den Thorax hinein bis zum Hinterrande des Mesothorax reichen. Trennt man das Abdomen von der Brust, so bleiben diese beiden hornartigen Fortsätze in fester Verbindung mit dem Bauchteil. So kann man sie am besten zur Anschauung bringen (Fig. 9a u. b). Präpariert man bei einer mit Kalilauge behandelten Larve die Rückendecke ab, so kann man diese beiden ausgezogenen Enden des 1. Abdominalsegmentes deutlich in situ beobachten, wie sie zwischen Paratergit und Subcoxa verlaufen. Dieses Chitinstück bildet seitlich einen Rand um die Coxa 3, mit der es durch eine dünne Gelenkmembran (Fig. 11a, b, c, *G*) verbunden ist. Es übernimmt so die Funktion der Verfestigung der Beinansätze. Das in diesem schmalen Bande gelegene 3. Stigma wird im Laufe der larvalen Entwicklung an der Kante des dem 2. Abdominalsegment zugehörigen Sternits schräg nach vorn und nach der Seite verschoben. Bei Larve V tritt die erste wesentliche Veränderung auf (Fig. 9b). Hier ist das 3. Stigma schon so weit vorgeschoben, daß es etwa bis zur Hälfte über das Paratergit hinaus nach vorn ragt. Ferner ist auch eine seitliche Verschiebung des Stigmas insofern festzustellen, als es zum Teil unter die vordere Spitze des 2. abdominalen Paratergits zu liegen kommt, das durch Faltenbildung einen freien Kegel bildet.

Behaarung der Coxen und Trochanteren. Eine auffallend dichte Behaarung zeigen die Coxen und Trochanteren sämtlicher Beinpaare nach der Mittellinie des Körpers hin. An den Coxen 2 und 3 und an den Trochanteren 2 und 3 finden sich Haare, die gegen ihr Ende stark verbreitert sind (Fig. 1a, b u. c). Sie sind stellenweise zu dichten Büscheln angeordnet. Diese Bildungen haben die Bedeutung, die Luftschicht an der Ventralseite des Thorax festzuhalten. Trotz der mannigfachen Bewegung der Beine wird dadurch ein genügender Abschluß der Luftschicht erreicht und so die Gefahr einer Atemstörung bedeutend herabgesetzt. Die abgeplatteten

und verbreiterten Haare kommen dieser Anforderung in besonders hohem Maße nach.

Zweckmäßigkeit der Umformungen am Thorax. Übersehen wir einmal die Veränderung der Luftwege am Thorax, so finden wir, daß sie bei Larve I sehr zweckmäßig angelegt sind, während sie sich durch die Vertiefung der thoracalen Atemrinne bei der weiteren Entwicklung verschlechtern. Es kann zwar nicht von einer relativen Verringerung der anhaftenden Atemluft an der Unterseite des Thorax gesprochen werden, doch leuchtet es ein, daß im Falle einer Störung die Wiederherstellung der beschädigten Stelle schwer wird, da die am Thorax befindliche Luft bei älteren Larven schwer zu dirigieren ist. Bei den von mir angestellten Versuchen konnte ich feststellen, daß bei Störungen bei Larven jüngeren Stadiums infolge des zweckmäßigen Baues der thoracalen Atemrinne die Wiederherstellungsversuche leichter von statten gingen als bei älteren Larven. Die zarten weniger widerstandsfähigen Larven jüngeren Stadiums benötigen in höherem Maße eine gut und leicht dirigierbare Leitung der Atemluft als die älteren. Die Tatsache, daß im Laufe der Larvenentwicklung eine für diese zunächst nicht günstige Umformung der Leitungsbahnen eintritt, erklärt sich nach unserer Ansicht daraus, daß diese Veränderungen einen notwendigen Übergang zu der sehr zweckmäßigen Anordnung der Luftbahnen bei der Imago bilden.

Morphologie des Abdomens.

Atemrinne. Betrachtet man das Abdomen der Larve von der Bauchseite her, so findet man zwei zum Zwecke der Atmung mit Luft gefüllte Rinnen. Eine solche Atemrinne wird durch eine muldenförmige Vertiefung der Sternite und Parasternite gebildet. Darüber legen sich lange Haare von der Außenseite des Körpers her, die den Paratergiten aufsitzen. Sie sind sehr biegsam und an ihrer Basis sehr beweglich eingelenkt. Diese Haarreihen sind bei allen Larvenstadien vorzufinden. Außer ihnen spielen noch Haare, die in der Mittellinie der Sternite sitzen, bei der Überdachung der Atemrinne eine Rolle. Die Fig. 14 zeigt uns einen schematischen Querschnitt durch die Atemrinne der Larve V. Die Haare zeigen bei den einzelnen Larvenstadien ein verschiedenes Aussehen. Bei Larve I wird die Decke der Atemrinne allein von den seitlichen Haarreihen gebildet (Fig. 1a). Die Haare in der Mitte sind noch nicht vorhanden. Jedoch finden wir feine Härchen regellos über die ganze

Bauchseite verteilt. Nach der Mitte zu stehen sie etwas dichter (Fig. 1a u. 4). Bei Larve II treten in der Mittellinie des 5. bis 9. Abdominalsegments lange Haare auf. Auf dem 5. Segment sind die Haare in zwei getrennten Reihen angeordnet, in einer linken und einer rechten. Etwa in der Mitte des 6. Segments vereinigen sich die Haarreihen unter einem spitzen Winkel zu einer einzigen Reihe, die bis zu dem Analkonus verläuft. Nur die Haare, die die Schenkel des spitzen Winkels bilden, beteiligen sich an der Überdachung der Atemrinne, d. h. sie laufen den Haaren der Seitenlinie auf eine gewisse Strecke entgegen, während die übrigen Haare der Mittellinie vorwiegend nach hinten zeigen. Bei den folgenden Larvenstadien bilden sich nun immer mehr zwei deutlich getrennte Haarreihen in der Mittellinie aus, die nun ebenfalls an der Überdachung der Atemrinne teilhaben. Bei Larve III geht diese Trennung über das ganze 6. Abdominalsegment. Bei Larve IV finden wir auch auf dem 7. Segment eine Trennung vor, die bei Larve V noch vollständiger und deutlicher wird. Die Haare, die sich an der Überdachung der Atemrinne beteiligen, sind in ihrer ganzen Länge gleich dick. Nur am äußersten Ende sind sie zugespitzt. Infolge ihrer dichten Anordnung kommen sie ihrem Zweck, eine Decke für die Atemrinne zu liefern, in hohem Maße nach. Sämtliche Haare zeigen schräg nach hinten. Die einander gegenüberliegenden Haarreihen legen sich mit ihren umgebogenen Enden aneinander. Die Überdachung durch die genannten Haarreihen reicht nicht gans bis zu den basalen Skeletstücken des letzten Beinpaares. Lange Haare, die auf dem Trochanter 3 sitzen, übernehmen ihre Funktion (Fig. 1a). Diese Anordnung ist notwendig, wenn dem 3. Beinpaar eine größere Bewegungsfreiheit gelassen werden soll, ohne eine Störung der Atemrinne hervorzurufen. Bei allen Larvenstadien ist die Bauchseite mit feinen Härchen übersäht.

II. Normale Atmung.

Die Larven aller Stadien nehmen in gleicher Weise Atemluft auf. Man kann daher kurzhin von der Atmung der Larve sprechen. Will die Larve Atemluft aufnehmen, dann taucht sie, da sie spezifisch leichter ist als Wasser, ohne Eigenbewegungen auf. Dabei ist die Bauchseite nach oben gekehrt. Diese Lage ist, wie BETHE sagt, durch die Gegenwart zweier Elemente von verschiedenem spezifischen Gewicht bedingt. Das eine ist die Körpersubstanz, das

andere die an der Bauchseite verteilte Luft. „Es ist also das Gleichgewicht durch die Verschiedenheit des specifischen Gewichtes von Luft und Körpersubstanz garantiert.“ Dieses stabile Gleichgewicht wird, worauf auch Schmidt-Schwedt und Brocher hinweisen, durch den am Abdomenende vor der Körperkante strahlenförmig ausgebreiteten Haarkranz erhöht. Ist das Tier an die Oberfläche gelangt, dann bringt es das Abdomenende mit ihr in Berührung. Ferner lehnen sich in normaler Atemstellung die Spitzen der beiden vorderen Beinpaare an die Oberfläche an. Das letzte Beinpaar wird gewöhnlich nicht an die Oberfläche angelehnt. (Wie groß die Stabilität ist, zeigt sich daran, daß die *Notonecta* in dieser Atemstellung die erbeuteten Tiere aussagt.) Das Tier bildet nun eine Atemöffnung, um die atmosphärische Luft aufzunehmen.

Es ist zu bemerken, daß besonders die jungen Larven im Gegensatz zu den älteren Stadien und den Imagines fast nur an der Oberfläche hängen und nur selten und dann nur auf kurze Zeit unter Wasser tauchen. Von etwa 20 Larven I, die ich in einem Gefäß hatte, befanden sich gleichzeitig höchstens nur 3—4 unter Wasser. Sie tauchten nur selten etwa auf 3—4 Minuten unter, um dann sofort wieder an die Oberfläche zu kommen. (Dieser Umstand kam mir beim Fang der Larven I zunutze. Ich brauchte nur mit dem Netz an der Oberfläche des Wassers hinwegzufahren, um eine Menge solcher Larven zu fangen.) Bei Larven V beobachtete ich, daß sie sich bis zu 5 Minuten unter Wasser hielten. Daß die Larven sich nicht solange unter Wasser halten wie die Imagines, mag darin seinen Grund haben, daß erstere nicht die Luftmengen mit sich führen wie letztere, die unter den Flügeln Lufträume besitzen. Die Larven halten auch bei Luftabschluß unter Wasser nicht solange aus wie die Imagines. Dies zeigen die Versuche weiter unten.

Atemöffnung. Bei normaler Atemstellung bilden die Larven eine Atemöffnung (Fig. 4), durch die die Luft in die Atemrinne und von dort aus zum Thorax gelangt, wodurch sämtliche Stigmen mit der atmosphärischen Luft in Verbindung treten. An der Bildung der Atemöffnung beteiligen sich die Haare, die einen Kranz um den Analkonus bilden. Den hinteren Rand dieses Kranzes bilden die Haare, die dem 9. Segment in mehreren undeutlich hintereinander gelegenen Reihen aufsitzen. Im übrigen bilden die Haare des 8. Segments, die den Paratergiten entspringen, die Atemöffnung. Die Atemöffnung kommt in der Weise zustande, daß sich die Haare

gleichzeitig etwas aufrichten und nach außen biegen (Fig. 4). Es ist zu bemerken, daß sie im Gegensatz zu den Haaren der Atemrinne nicht so stark beweglich sind. Sie klappen nicht vollständig auf, sondern treten nur bei der Bildung der Atemöffnung etwas auseinander. Befindet sich das Tier unter Wasser, so sind die Haare zusammengeklappt (Fig. 1a). Das Auseinandertreten der Haare zwecks Bildung der Atemöffnung wird dadurch bewirkt, daß die Larve das Abdomenende etwas über die Oberfläche hebt. Es erfolgt also rein mechanisch (vgl. weiter unten über das Aufklappen der Atemrinne). Auf der mittleren Partie des 9. Sternites sind bei Larve I starke, schräg nach oben und hinten zeigende Borsten angebracht (Fig. 4). An diese legen sich die Haare der Atemrinne des 8. Segments. Es wird dadurch verhindert, daß bei der Bildung der Atemöffnung die Haare der Atemrinne in Mitleidenschaft gezogen werden. Bei Larve I sind die genannten Borsten nötig, da hier die langen Haare der Mittelreihe noch nicht vorhanden sind, während bei Larven älteren Stadiums die Haare der Mittelreihe die Funktion der genannten Borsten übernehmen.

Der folgende Versuch bestätigt die Richtigkeit der Anschauung über die Art des Auseinandertretens der Haare der Atemöffnung. Man tötet zunächst ein Tier auf irgendeine Art. Drückt man es unter Wasser, so schließen sich die Haare der Atemöffnung. Hebt man das Abdomenende heraus, so öffnet sich die Atemöffnung unter normalen Verhältnissen, sobald die Oberflächenspannung überwunden ist.

Normalerweise ist die ganze Ventralseite mit Luft bekleidet, die am Hinterende erneuert wird. Auf den Akt des Ein- und Ausatmens komme ich bei der Behandlung der Imago zurück. Im Zusammenhang mit der Frage der Luftcirculation steht die nach der Funktion der Stigmen, genauer gesagt, die Frage, ob gewisse Stigmen nur inspiratorisch, andere nur exspiratorisch wirken. Hierauf komme ich noch später zurück.

III. **Atmung unter abnormen Verhältnissen.**

Bau und Wirkungsweise des Analkonus. Der Analkonus spielt unter gewissen Umständen eine Rolle bei der Bildung der Atemöffnung. Sein Bau ist folgender. Von der Ventralseite gesehen ist er nahezu dreieckig (Taf. 1 Fig. 7). Die eine Spitze des Dreiecks zeigt nach hinten. Seine beiden Seiten sind gewölbt. Die Ventral-

fläche wird von einer derben Chitinhaut gebildet, die mit Härchen besetzt ist und die an den Rändern dorsalwärts umschlägt. Die Ventralfläche bildet zusammen mit diesen umgeschlagenen Seiten eine Art Konus. Letztere setzen sich in eine dünne und umfangreiche Chitinhaut fort, die in das 10. ringförmige Abdominalsegment übergeht. In diesen Konus mündet der Darm in der Weise, daß der Konus nach Art einer Mütze über das Darmende gesetzt ist (vgl. Querschnitt Fig. 6). Die Afteröffnung liegt an der Ventralseite. Sie hat die Form eines gewinkelten Spaltes. Das Tier ist imstande, den Analkonus fast bis zur senkrechten Lage zu heben. Dieses geschieht dadurch, daß der Darm gegen den Konus gepreßt wird. Das Pressen des Darmes nach hinten wird wahrscheinlich durch die Muskel, die von den Paratergiten nach den Tergiten verlaufen, bewirkt. Muskelbündel, die zu beiden Seiten des Konus an den Ecken der umgeklappten Ränder ansetzen und zu den Tergiten in schräger Richtung verlaufen, können den Analkonus in seine Ruhelage zurückziehen (Fig. 5 und 7). Wird der Analkonus hochgehoben, so hat dieses ein Auseinandertreten der Haare der Atemöffnung zur Folge.

Normalerweise beteiligt sich der Analkonus nicht an der Bildung der Atemöffnung. Nur unter besonderen Umständen setzt ihn das Tier zum Zwecke der Atmung in Tätigkeit. Der folgende Versuch wird uns darüber einigen Aufschluß geben. Bringt man ein Tier in einen Hohlschliff, der mit Wasser gefüllt ist, und legt darüber ein Deckglas, so sieht man nach einiger Zeit, daß das Tier den Analkonus hochpreßt (zu diesem Versuch eignen sich besonders jüngere Larven). Da es ihm nicht möglich ist, die Atemöffnung in normaler Weise herzustellen, so sucht es durch dieses fortwährende Hochheben des Analkonus zu bewirken, daß die zusammengeklappten Haare der Atemöffnung auseinandergeschoben werden. Der Analkonus dürfte also in der Natur in Wirksamkeit treten, wenn etwa das Wasser mit einem Schmutzhäutchen bedeckt ist oder anderweitig die Herstellung der Atemöffnung erschwert ist.

Einiges über das Aufklappen der Atemrinne. Die Atemrinne ist, wie oben gesagt, mit Luft gefüllt. Unter besonderen Umständen vermag das Tier diese aufzuklappen. Wie geschieht dies? Hebt das Tier das Abdomen aus dem Wasser heraus, so klappt die Atemrinne auf. Taucht das Tier unter, so schließt sie sich naturgemäß. Weder das Aufklappen noch das Zuklappen der Haarreihen wird durch besondere Muskel besorgt, sondern es wird

lediglich durch das Heben des Körpers über die Oberfläche resp. durch Untertauchen bewirkt. In gewissen Fällen wird dieses Aufklappen dadurch unterstützt, daß Luft in die Atemrinne gepreßt wird.

Diese Anschauung bestätigt folgender Versuch. Man tötet zunächst eine Larve etwa dadurch, daß man sie mit einer Nadel in den Kopf sticht. Drückt man nun das Objekt unter Wasser, so schließt sich die Atemrinne. Hebt man das Tier wieder allmählich heraus, indem man es in schräger Richtung hält, dann klappt die Atemrinne allmählich dem Heben entsprechend auf.

Bei lebenden Tieren konnte ich dieses Aufklappen des öfteren beobachten. Dieses geschah z. B. dadurch, daß sich Tiere in der Nähe der Oberfläche scharf hin und her bewegten und dadurch das Abdomen über sie brachten. In diesem Falle war das Aufklappen der Atemrinne ein zufälliges. Zweitens scheint das Aufklappen der Atemrinne bei einem größeren Atembedürfnis zu geschehen. Über letzteres werden wir im Folgenden noch einiges hören.

Die Ansicht von DOGS (l. c. p. 23), das Aufklappen werde durch die Muskel, die von den Tergiten nach den Parasterniten laufen, bewirkt, ist unzutreffend. Diese Muskel liegen von der Basis der Haare zu weit entfernt, als daß sie einen Einfluß auf das Öffnen und Schließen der Atemrinne haben könnten.

Wir haben zunächst die Tatsache festgestellt, daß das Aufklappen der Atemrinne nur von der Lage des Tieres zur Oberfläche abhängt. Wir wollen jetzt auf die physikalische Ursache des Aufklappens eingehen.

Zunächst will ich die Anschauung BROCHER's über diesen Vorgang anführen, die sich im folgenden als haltlos herausstellen wird. Er sagt: „Nous avons déjà signalé que la face externe de ces poils est mouillable, tandis que la face interne appliquée contre le tégument abdominal, est hydrofuge." Existiert diese von BROCHER behauptete Verschiedenheit? Betrachtet man die Haare der Atemrinne unter dem Mikroskop, so geben sie auf beiden Seiten dasselbe Bild. Es ist absolut keine Verschiedenheit in der Beschaffenheit der Oberfläche festzustellen.

Schneidet man ferner dem Tier die Haare der Atemrinne fort und bringt sie auf einen Wassertropfen, so haften sie an der Oberfläche. Sie liegen dabei in Büscheln aneinander oder schwimmen auch einzeln umher. Die obere dem Wasser abgewandte Seite ist unbenetzt. Es handelt sich nun darum, die Haare auf die andere

Seite zu legen, um ihr Verhalten auch in dieser Lage festzustellen. Man legt zu diesem Zwecke ein befeuchtetes Deckgläschen auf die auf einem flachen Wassertropfen ausgebreiteten Haare. Hebt man das Deckgläschen wieder ab, so bleiben die Haare zum Teil an diesem haften. Nun dreht man das Deckgläschen um und bringt mittels einer Pipette einen Wassertropfen auf dasselbe. Die Haare sind auf diese Weise umgedreht, wovon man sich besonders durch Beobachtung von Haarbüscheln überzeugen kann. Wieder kann man feststellen, daß die Haare an der Oberfläche schwimmen. Das physikalische Verhalten ist also auf beiden Seiten ein gleiches. Haare, die die Oberflächenspannung infolge eines Stoßes überwinden, sinken in dem Wassertropfen unter.

Wir sehen also, daß sich die Haare genau so verhalten wie eine blank geputzte Nähnadel. Auch diese vermag sich an der Oberfläche zu halten. Erst dann, wenn man sie anstößt, sinkt sie zu Boden. Zieht man sie aus dem Wasser heraus, so fließt es von ihr ab. Es bleiben nur vereinzelte kleine Tröpfchen an ihr haften. Infolge dieses Verhaltens sagt man, die Nadel sei vom Wasser unbenetzbar. Da nun die Haare der Atemrinne ein gleiches Verhalten zeigen, müssen wir auch ihnen die Eigenschaft der Unbenetzbarkeit zuschreiben. Der Grund für die Unbenetzbarkeit der Nadel und der Haare ist der, daß die Kohäsion der Wassermoleküle größer ist als ihre Adhäsion an die genannten Körper.

Um das Folgende leichter verständlich zu machen, muß ich einen Versuch vorausschicken. Man steckt mehrere blank geputzte Nähnadeln in einer Reihe so in ein Hölzchen, daß nur ein kleiner Abstand (etwa $^1/_3$ mm und weniger) zwischen ihnen besteht. Das Ganze bringt man unter Wasser. Hebt man es heraus, dann sind zwischen den einzelnen Nadeln Wassermembranen ausgespannt. Das gleiche Resultat erhält man, wenn die Nadeln mit Öl bestrichen sind. An den Flächen, die einer benachbarten Nadel nicht zugekehrt sind, fließt das Wasser ab. Wie läßt sich nun das Vorhandensein der Wassermembran erklären? Das Wasser hat infolge des obengenannten Grundes das Bestreben, Tröpfchen an der Nadel zu bilden. Da nun die Bildung eines Tröpfchens an einer Nadel infolge der unmittelbaren Nähe einer anderen Nadel verhindert wird, so bleibt das Wasser zwischen beiden ausgebreitet und gibt das Bild einer zusammenhängenden Membran. Wenn auch die Adhäsion zwischen Wasser und der Nadel sehr klein ist, so genügt sie doch, um diese kleine Wassermenge zu halten. Eine ähnliche Beobachtung

kann man an den Haaren der Atemrinne machen. Man legt ein Tier zwischen Glasleisten, die in der oben beschriebenen Art auf einem Objektträger befestigt sind, auf den Rücken und klemmt es mittels eines Gummibandes in der Thoraxgegend fest. (Dieser Versuch ist mit der Imago ausgeführt worden, da mir zurzeit keine Larven zur Verfügung standen.) Diesen Objektträger stellt man schräg in ein mit Wasser gefülltes Gefäß, so daß das Abdomenende des Objekts nach oben zeigt. Saugt man mittels einer Pipette Wasser fort, so klappt die Atemrinne im allgemeinen ganz auf. Mitunter kann man jedoch beobachten, daß die Haare stellenweise nicht aufklappen. In einem solchen Falle bietet sich uns dasselbe Bild wie bei dem mit den Nadeln ausgeführten Versuch. Zwischen den Haaren sind feine Wassermembranen ausgespannt. Nur an den einander nicht zugekehrten Flächen der Haare ist das Wasser abgeflossen. Saugt man das zwischen den Haaren vorhandene Wasser mittels Fließpapier fort, dann löst sich der Zusammenhang der Haare untereinander, und sie geraten in Unordnung.

Nunmehr kommen wir zu der Frage, wie das Aufklappen der Atemrinne zu erklären ist. Die Kohäsion der Wasserpartikelchen, die sich zwischen den Haaren und an ihrer Außenfläche befinden, mit dem übrigen Wasser wirkt derart, daß sie beim Heben des Abdomens über die Oberfläche mit diesem in Berührung zu bleiben suchen. Die Kohäsionskraft ist so groß, daß die Haare mitgezogen werden. Um letzteres möglich zu machen, muß weiterhin eine Kraft zwischen Wasser und den Haaren bestehen. Dies kann nur eine Adhäsionskraft zwischen beiden sein. Diese ist zwar sehr klein, genügt jedoch, um die leicht beweglichen Haare mitzuziehen. Die Wirkung der Adhäsion zwischen den Haaren und dem Wasser hatten wir in einem vorhergehenden Versuch demonstriert, bei dem wir die Haare vermittels eines befeuchteten Deckgläschens von einer Wasseroberfläche abhoben. Die Adhäsion ist, wie gesagt, nur gering. Hieraus läßt sich die Tatsache erklären, daß die Atemrinne mitunter stellenweise nicht aufklappt.

Putzen der Haare. Wir wollen jetzt folgende Überlegung anstellen. Durch Anlagerung von Fremdkörpern können die Haare der Atemrinne benetzbar werden. Dieser Gefahr sind sie in hohem Maße ausgesetzt. Zunächst sind im Wasser ständig organische wie unorganische Körperchen suspendiert, die sich leicht an die Haare legen können. Dies kann ferner durch Berührung mit anderen Gegenständen und mit der oft verschmutzten Oberfläche des Wassers

geschehen. Wir müssen uns deshalb fragen, ob Einrichtungen bestehen, die ein Verschmutzen und ein damit verbundenes Benetztwerden der Haare verhindern. Wir können des öfteren beobachten, daß die Tiere mit den behaarten Tarsen des 3. Beinpaares über die Haare der Atemrinne hinwegfahren. Diese Bewegungen werden dazu dienen, die Haare von Fremdkörpern zu säubern. Nun können wir vereinzelt beobachten, daß das Femur 3 aus seiner zum Körper senkrechten Lage mitunter so weit nach hinten geführt wird, daß er über die Haare der Atemrinne zu liegen kommt. Dies geschieht etwa 2 bis 3mal kurz hintereinander. Bei genauer Betrachtung des Femurs können wir feststellen, daß die der Atemrinne zugekehrte Fläche vollkommen glatt ist, während er sonst mit kurzen Borsten übersät ist (Taf. 2 Fig. 8a). Eine derartige glatte Fläche kann unmöglich dazu dienen, etwa Fremdkörper von den Haaren der Atemrinne zu entfernen. Betrachten wir diese Fläche bei starker Vergrößerung, so finden wir, daß sie von zahlreichen Kanälchen durchsetzt ist. Letztere kann man in der Weise deutlich sichtbar machen, daß man von frischem Material ein Glyzerinpräparat anfertigt. Die Kanälchen sind über die ganze Oberfläche gleichmäßig verteilt. Nur an der nach vorn gelegenen Kante kann man eine stärkere Anhäufung dieser Gebilde wahrnehmen (Fig. 8a). Es lassen sich deutlich zwei verschiedene Typen von Kanälchen unterscheiden, 1. Kanäle, die in ihrer ganzen Länge fast gleich dick sind (Fig. 8c) und 2. Kanäle, die bauchige Auftreibungen zeigen und mit einem ganz feinen Kanälchen ausmünden (Fig. 8d). Erstere sind über die ganze Oberfläche verteilt, während letztere nur an der vorderen Kante gelegen sind (Fig. 8a). Ihrem Aussehen nach sind sie als Drüsenkanäle anzusprechen. Ich muß allerdings bemerken, daß ich die dazu gehörigen Drüsen weder auf Schnitten noch auf Zupfpräparaten habe feststellen können. Ich zweifle jedoch nicht daran, daß solche vorhanden sind. Wir haben nun oben gesehen, daß das Femur über die Haare der Atemrinne hinweggeführt wird. Wenn nun die Drüsen ein Secret ausscheiden, so wird es wahrscheinlich dazu dienen, etwa die Haare einzufetten und dadurch die Gefahr eines Benetztwerdens einschränken.

Anormale Luftaufnahme durch die Atemöffnung. Betrachtet man die Larve längere Zeit, während sie sich in der normalen Atemstellung befindet, dann kann man mitunter folgendes beobachten. Das Tier hebt die Coxen 1 weit vom Körper ab. Die Coxen 2 machen diese Bewegung in den meisten Fällen mit. Durch

das Heben der Coxen wird der Raum an der Unterseite des Thorax, der für die Atemluft bestimmt ist, vergrößert. Es strömt infolgedessen durch die Atemöffnung und die Atemrinne eine größere Luftmenge nach der Thoraxgegend. Die verschiedenartigsten Bewegungen der beiden vorderen Beinpaare pressen die aufgenommene Luft in alle Winkel des Luftraumes an der Unterseite des Thorax. So sieht man z. B., daß das vordere Beinpaar, während die anderen Beine an den Körper gelegt sind, lebhaf tauf und ab bewegt wird. Der Luftraum in der Gegend des 1. Stigmas, der bis zum Kopf reicht, ist dabei prall mit Luft gefüllt. Ferner kann man beobachten, daß durch ein andauerndes Heben und Senken der beiden vorderen Beinpaare eine lebhafte Bewegung der aufgenommenen Luft an der Unterseite des Thorax hervorgerufen wird. Hierbei können auch die Tarsen 2 eine schiebende oder pressende Bewegung ausführen. Das 3. Beinpaar wird dabei meistens in der Ruhelage gehalten. Nachdem das Tier in dieser Art die Luftblase am Thorax hin- und herbewegt hat, klappt es die Coxen herunter, und die Luftblase wird in die Atemrinne getrieben. Die Haarreihen, die die Atemrinne bedecken, werden infolgedessen aus ihrer gewöhnlichen Lage in die Höhe gehoben und treten etwas auseinander. Diese Bewegung der Luft nach der Atemrinne zu wird oft durch ein Pressen der Tarsen 2 unterstützt, die die Luft vor sich herschieben. Während das Tier im ersten Falle, wo sich noch die Luftmengen am Thorax befinden, in der normalen Atemstellung liegt, zieht es, wenn es die Luft gegen die Atemrinne preßt, das Abdomen von der Oberfläche weg. Befindet sich die Luft in der Atemrinne, dann fahren oft die Tarsen 3 von vorn nach hinten über die ganze Rinne hinweg und treiben dabei die Luft vor sich her, oder sie machen nach Art eines Geigenbogens streichende Bewegungen, die das Ordnen und Putzen der Haare bezwecken. In einigen Fällen konnte ich beobachten, daß die Luftblase durch Heben der Coxen 1 und 2 aus der Atemrinne wieder nach dem Thorax gezogen, dann wieder gegen das Abdomen bewegt wurde. Dieser Vorgang wiederholte sich mitunter mehrere Male hintereinander.

Das Tier kommt nun mit der Atemöffnung wieder an die Oberfläche, und die Luftblase wird auf demselben Wege, auf dem sie aufgenommen war, hinausbefördert.

Fragen wir uns nach dem Zwecke dieser Art der Luftbewegung. Es scheint, als ob das Tier bestrebt ist, vermittels dieses stärkeren Luftstromes die Luftwege an der Unterseite seines Körpers, die zu

den Stigmen führen, frei zu halten und etwaige Störungen, die in der Natur immer vorkommen werden, zu beseitigen.

Es sei noch nebenbei folgendes erwähnt. Kommt die Larve, während sich die Luftblase in der Atemrinne befindet und die Haare infolgedessen etwas hochgehoben sind, zu nahe an die Wasseroberfläche, dann klappt die Atemrinne auf. Das Aufklappen ist also in diesem Falle zufällig, ohne besonderen Zweck.

Versuche zur Atmung unter abnormen Verhältnissen.

Wir hatten oben ausgeführt, daß das Chitin unbenetzbar ist. Um Mißverständnissen bei den folgenden Versuchen vorzubeugen, muß ich kurz auf folgendes hinweisen. Der ganze Körper des Tieres ist mit feinen Härchen übersät. Besonders zahlreich finden sich diese in der Atemrinne vor. Normalerweise befindet sich zwischen den feinen Härchen und kleinen Erhabenheiten der Atemrinne Luft, so daß Wasser von ihr abfließt. Diese Luft in der Atemrinne kann nun mittels einer feinen Pipette einem zwischen 2 Glasleisten festgeklemmten Tiere entzogen werden. Die Folge ist die, daß sich Wasser zwischen die Härchen festsetzt. Nimmt man das Tier unter diesen Umständen aus dem Wasser, so fließt das Wasser nicht ab. Bringt man ferner das Tier wieder unter Wasser, so füllt sich die Atemrinne nicht wie unter normalen Verhältnissen mit Luft, weil das anhaftende Wasser dies verhindert. Die physikalischen Verhältnisse zwischen Wasser und Chitin haben sich dabei nicht geändert, d. h. die Adhäsion des Wassers an das Chitin ist kleiner geblieben als die Kohäsion der Wassermoleküle. Dennoch will ich im Folgenden für diesen Zustand das Wort „benetzt“ einführen, obwohl dieser Ausdruck in physikalischem Sinne eigentlich keine Berechtigung haben mag. Wenn ich also im Folgenden von einer benetzten Atemrinne spreche, so meine ich damit, daß die Luft aus ihr verdrängt ist und sich Wasser zwischen den Härchen festgesetzt hat. Die Atemrinne ist, wie gesagt, in diesem Falle nur scheinbar benetzt. Bei Gelegenheit der folgenden Versuche werden wir auf verschiedene Mittel stoßen, die die Atemrinne in unserem Sinne benetzbar machen.

Versuch 1. Mittels einer Präpariernadel brachte ich die Haare der einen Atemrinne in Unordnung, während ich die Atemrinne der anderen Seite unbeschädigt ließ. In normaler Atemstellung nahm das Tier zunächst durch Heben der Coxen 1 und 2 Luft an die Unterseite des Thorax auf.

In diesem Falle ging der Weg, den die aufgenommene Luft einschlug, durch die Atemöffnung und die unbeschädigte wie auch die beschädigte Atemrinne nach dem Thorax. Die Luft konnte auch durch die Atemrinne, deren Haare an einer Stelle in Unordnung gebracht waren, gehen, da sie trotzdem ganz mit Luft gefüllt war. Die Larve zog nun das Abdomen von der Oberfläche weg und preßte durch Herunterdrücken der Coxen die Luft gegen die Atemrinne. Es trat dann das 3. Beinpaar in Tätigkeit, das die Luft weiter gegen die beschädigte Stelle preßte und durch streichende Bewegungen der Tarsen die in Unordnung geratenen Haare wieder in ihre alte Lage zu bringen suchte. Eine genauere Beschreibung des letzteren Vorganges folgt in Versuch 3.

Versuch 2. Mittels eines mit Äther und Alkohol getränkten Holzstäbchens bestrich ich die Atemrinne der einen Seite, während die andere Atemrinne völlig unbeschädigt blieb. Wie in dem vorigen Versuch führte das Tier in normaler Atemstellung eine große Luftmenge zum Thorax. Der Unterschied vom vorigen Versuch ist der, daß die Larven nur durch die Atemrinne der einen Seite Luft aufnehmen konnte, da die andere benetzt war. Im übrigen ist das Verhalten des Tieres auch bei diesem Versuch dasselbe wie bei dem vorigen. In gleicher Weise wird auch hier die Luft gegen die Atemrinne gepreßt. Es ist zu erwähnen, daß es dem Tier bei dem letzten Versuch sehr oft nicht gelang, die beschädigte Atemrinne wieder herzustellen, da die vom Thorax gegen das Abdomen gepreßte Luftblase naturgemäß auf der einen Seite einen großen Widerstand fand, während sie auf der anderen Seite ohne solchen leicht in die unbeschädigte Atemrinne gelangt.

Versuch 3. Mittels eines mit Äther und Alkohol getränkten Holzstäbchens bestrich ich dem Tier die Atemrinne beiderseits. Alsdann brachte ich es ins Wasser. Luft war in der Atemrinne nicht vorhanden. Das Tier tauchte auf und nahm die gewöhnliche Atemstellung ein. Es versuchte wie gewöhnlich die Atemöffnung zur Luftaufnahme zu benutzen. Dies gelang ihm nicht, weil der Weg zu den Stigmen abgeschnitten war. Es kam nun mit der Thoraxunterseite oder auch mit der ganzen Unterseite des Körpers an die Oberfläche. Mit weit abgehobenen Coxen der beiden vorderen Beinpaare tauchte es unter, nachdem es eine Zeitlang oben gelegen hatte. Dadurch, daß das Tier mit abgehobenen Coxen untertauchte, hatte es den Raum, der für die Luft an der Unterseite zur Verfügung steht, vergrößert. Die besondere Behaarung der Coxen und der Trochanteren (vgl. oben

S. 200) unterstützt das Festhalten einer größeren Luftmenge. Nunmehr versuchte das Tier die so aufgenommene Luft gegen die Atemrinne zu pressen. Dies geschah folgendermaßen. Die weit abgehobenen Coxen 1 und 2 wurden heruntergeschlagen und dadurch der Raum für die aufgenommene Luft verkleinert. Es war dabei eine Bewegung der Luft nach dem Abdomen hin deutlich bemerkbar. Das schräg hochgezogene Femur des 2. Beinpaares machte eine Bewegung nach hinten, die Luftblase vor sich herschiebend. Gleichzeitig mit dieser Bewegung war eine Bewegung der Tarsen 2 zu bemerken, die gleichfalls die Luft im Bereich der Coxen nach hinten zu pressen versuchten. Diesen Bewegungen folgte nunmehr eine weitere pressende Bewegung der Tarsen 3, durch welche die Luft in die Atemrinne gepreßt wurde. Diese regelmäßige Aufeinanderfolge der pressenden Bewegungen ist jedoch nicht die Regel. Mehrere dieser Bewegungen können mitunter fast gleichzeitig erfolgen, oder eine kann mehrere Male wiederholt werden. Oft wurden die beiden vorderen Coxenpaare wieder hochgehoben und die Luft abermals nach dem Thorax gezogen, um von neuem gegen die Atemrinne gepreßt zu werden. Dies geschah meistens mehrere Male hintereinander. Hin und wieder strich sich das Tier mit den behaarten Hintertarsen die Abdomenunterseite, um die in Unordnung geratenen Haare der Atemrinne wieder in ihre richtige Lage zu bringen. Nachdem es sich in der beschriebenen Art und Weise abgemüht hatte, kam es von neuem an die Oberfläche und lag eine Zeitlang ruhig da, tauchte dann mit frisch aufgenommener Luft wieder unter. Von neuem begannen die Anstrengungen zum Herstellen der Atemrinne. Nach wiederholten Bemühungen gelang es den meisten meiner Objekte, die Atemrinne in ihren alten Zustand zu bringen.

Wir sehen also aus unserem Versuch, daß das Tier im Notfalle mit den thoracalen Stigmen allein atmen kann. Soll jedoch die Atmung in normaler Weise vor sich gehen, so muß die Atemrinne hergestellt werden, um die in ihr gelegenen abdominalen Stigmen für den Gasaustausch freizulegen.

Die 3 angeführten Versuche haben das Gemeinsame, daß in ihnen zunächst Luft an die Unterseite des Thorax durch Heben der beiden vorderen Coxenpaare aufgenommen wird, die dann zum Wiederherstellen der Atemrinne dient. Nur die Art, wie die Luft zum Thorax gelangt, ist eine verschiedene. In den Versuchen 1 und 2 vermag das Tier, da nur die Atemrinne der einen Seite beschä-

digt ist, in normaler Atemstellung Luft aufzunehmen. Das andere Mal ist dieser Luftweg vollkommen verschlossen, und das Tier ist genötigt mit der Thoraxunterseite an die Oberfläche zu kommen.

Versuch 4. Es wurde dem Tier die Atemöffnung mit Öl bestrichen. Wurde das Tier nun in das Wasser gebracht, so nahm es zunächst die normale Atemstellung ein. Die Atemöffnung war nun aber nicht gebrauchsfähig. Das Tier zog das Abdomenende von der Oberfläche weg und putzte die Haare der Atemöffnung mit den Tarsen 3. Dann wieder nahm es die gewöhnliche Atemstellung ein. Als sich das Tier eine Zeitlang mit den Putzversuchen abgemüht hatte, kam es mit der Thoraxunterseite an die Oberfläche. Oft klappte es auch die Atemrinne auf. So lag es eine Zeitlang da. Mit abgehobenen Coxen tauchte es unter und preßte in derselben Weise wie beim vorigen Versuch eine Luftblase gegen die Atemrinne. Dann tauchte es wieder auf. Die Wiederherstellungsversuche dauerten so lange, bis die Atemöffnung gebrauchsfähig war.

Aufklappen der Atemrinne. Im Anschluß an diese Versuche sei noch folgendes eingeflochten. Wir hatten gesehen, daß das Aufklappen der Atemrinne in gewissen Fällen rein zufällig geschehen kann. In anderen Fällen hat aber das Aufklappen wohl einen besonderen Grund. Das Tier ist z. B. genötigt, dies zu tun, wenn die Atemöffnung beschädigt ist, so daß eine normale Luftaufnahme nicht vor sich gehen kann. Ein ähnliches Verhalten finden wir im folgenden Versuch. Hält man ein Tier längere Zeit unter Abschluß der atmosphärischen Luft unter Wasser und läßt es dann auftauchen, so beobachtet man in den meisten Fällen ein Aufklappen der Atemrinne. In einem solchen Falle hat das Tier ein erhöhtes Atembdürfnis, das es veranlaßt einen schnelleren Gasaustausch zu bewirken, als es durch die Atemöffnung allein möglich ist. Es geschieht das Aufklappen also auch im Falle der Atemnot und eines größeren Atembedürfnisses.

Versuch mit Kohlensäure. Zu diesem Versuche verwandte ich eine pneumatische Wanne, in der ein oben geschlossener Zylinder mit Kohlensäure gefüllt wurde und zwar so weit, daß das Wasser im Zylinder auf gleicher Höhe mit dem der Wanne stand.

Man bringt eine Larve in den Zylinder. Sie kommt an die Oberfläche, um zu atmen. Gleich beim ersten Auftauchen bringt sie die ganze Unterseite des Körpers an die Oberfläche. Einen Augenblick danach taucht sie unter. Sie macht kurze Bewegungen hin und her, überstürzt sich dabei mehrere Male und fällt zu Boden.

Nachdem sie dort eine Weile gelegen hat, fängt sie an sich zu regen. Die Schwimmbewegungen sind schwerfällig geworden. Sie kommt nochmals an die Oberfläche, tritt von neuem mit der Kohlensäure in Kontakt und fällt wieder unter scharfen Hin- und Herbewegungen zu Boden. Das Tier schlägt hier noch einige Male mit den Beinen. Es vermag oft noch einige schwerfällige Schwimmbewegungen zu machen. In den meisten Fällen bleibt die Larve aber am Boden liegen, um dort zu verenden. Bisweilen kommt es vor, daß die Larve schon nach dem ersten Emportauchen am Boden liegen bleibt. Dieses verschiedene Verhalten wird sich wahrscheinlich nach der aufgenommenen Menge von Kohlensäure richten.

In verschiedenen Fällen beobachtete ich, daß das Tier die Atemrinne aufklappte. Die Atemnot veranlaßt das Tier, durch Freilegen aller Stigmen einen erhöhten Gasaustausch herbeizuführen.

Atmung der Imago.

I. Morphologie des Thorax unter Berücksichtigung der Wege für die Atemluft.

Bei der Imago finden sich wesentliche Unterschiede gegenüber der Larve. Das Pronotum von *Notonecta* ist ebenso wie bei *Corixa* derartig stark vergrößert, daß es den vorderen Teil des Metanotums bei gewöhnlicher Lage verdeckt, so daß nur das Scutellum freiliegt. Es entsteht auf diese Weise ein Hohlraum, der dorsalwärts und seitlich durch das Pronotum und ventral durch die etwas überragenden Bauchplatten des 1. Brustringes abgeschlossen wird. In diesem Raum und zwar in der Intersegmentalhaut zwischen Pro- und Mesothorax liegt das 1. Stigma. Dieser Bau des Pronotums spielt nach Hagemann bei *Corixa* eine sehr wichtige Rolle für die Atmung.

Das Metanotum stellt eine nach vorn stark gewölbte Platte dar. Ähnlich wie bei *Corixa* zeigt es vorn an seiner stärkeren Krümmung rinnenförmige Einsenkungen.

Ein weiterer für die Atmung sehr wichtiger Unterschied zwischen Imago und Larve ist das Vorhandensein der Flügel bei ersterer. Verfolgen wir den Costalrand des Deckflügels, dann finden wir, daß dieser zunächst auf einer scharfen Kante der Subcoxa 2 aufliegt. Der Teil des Costalrandes, der sich an dieses Skeletstück anlehnt, ist nach Art einer Rinne gebildet, so daß ein sicheres Auf-

liegen des Flügels bewirkt wird. Die Rinne endet in einer ansteigenden Leiste, hinter der sich ein Loch befindet. Am hinteren Rande der Subcoxa 2 findet sich ein Höcker (Taf. 2 Fig. 13), der in das Loch im Costalrande des Flügels hineinpaßt, so daß letzterer in der Ruhelage mit dem Körper des Tieres fest verbunden ist. In seinem weiteren Verlaufe legt sich der Deckflügel derart auf die Subcoxalplatte des Metathorax, daß diese mit dem dorsalen Rande unter die Flügel zu liegen kommt. Zum besseren Verständnis ist der Costalrand des Deckflügels in der Fig. 13 rot angedeutet. Am vorderen Ende des Abdomens legt sich der Deckflügel auf einen leistenartigen Vorsprung des Tergits auf. Die Leiste wird in der Weise gebildet, daß das steil nach der Ventralseite abfallende Tergit kurz vor dem Körperrand eine Knickung nach der Seite macht (Fig. 13).

Heben wir die Flügel vom Körper ab, dann erblicken wir am Mesothorax einen Hohlraum, der von dem Tergit und der Subcoxa dieses Brustabschnitts gebildet wird. Durch den Flügel wird dieser Raum nach außen hin dicht abgeschlossen. Wir hatten in einem der früheren Kapitel die Umformung der mesothoracalen Subcoxalplatte besprochen. Wir wollen jetzt von der Larve V ausgehen und uns die Fig. 3e vor Augen halten. Die Figur stellt den Querschnitt einer Larve V dar, bei der schon einige Veränderungen für die Häutung zur Imago bemerkbar sind. Unter der äußeren Chitinwand sehen wir eine Falte in der Hypodermis entstehen (Fig 3e, *Fa*). Auf die aus dieser Falte entstehende Kante legt sich bei der Imago am Mesothorax der Costalrand des Flügels. In derselben Figur kann man auch bemerken, daß sich in der Flügelanlage der Costalrand schon zu einer Rinne ausbildet. Die Formen, die wir bei Larve V unter der äußeren Körperdecke entstehen sehen (Fig. 3e), finden wir bei der Imago (Fig. 3f) ausgebildet wieder. Auf diese Weise entsteht am Mesothorax ein Hohlraum (Fig. 13 H_1), in dem das 2. Stigma liegt. Durch das Emporwölben und durch die spätere Faltenbildung der 2. Subcoxalplatte hat eine vollständige Verlagerung des 2. Stigmas von der Ventralseite dorsalwärts stattgefunden (Fig. 3 a—f).

Auch am Metathorax finden wir einen Hohlraum, der nach außen vom Deckflügel und der Subcoxa 3 und nach innen von der Coxa 3 und dem Tergit gebildet wird (Fig. 11d und 13 H_2). In ihm liegt das 3. Stigma. Bei Larve V liegt es noch in dem schmalen Bande, das wir als das Sternit des 1. abdominalen Segments an-

gesprochen hatten. Es tritt nun bei der Imago insofern eine wesentliche Veränderung auf, als zunächst die Fortsätze des 1. abdominalen Sternits, die bei den Larvenstadien in den Thorax hineinragten, bei der Imago verschwinden, wahrscheinlich in der Bildung des Thorax aufgegangen sind. Das Stigma 3, das sich schon bei der Larve V weiter nach vorn und etwas nach der Seite unter das 2. abdominale Sternit geschoben hat (Fig. 9b), hat bei der Imago eine weitere Verlagerung erfahren. Es liegt hier an der Grenze zwischen der dorsalen und ventralen Begrenzungsfläche des Körpers (Fig. 13 St_3).

An der Subcoxa 3 tritt keine wesentliche Veränderung auf. Ihr dorsaler wie auch der nach hinten zu gelegene Rand sind frei (Fig. 13 Sbp_3). Nur vorn und nach der Mitte des Bauches zu ist sie mit dem Thorax fest verbunden. Sie überdeckt ganz die Coxa 3, hat also eine ziemlich große Ausdehnung. Infolge ihrer Bauart ist sie sehr beweglich.

Der mesothoracale Hohlraum steht mit dem metathoracalen durch die in Fig. 13 angedeutete und mit einem Kreuz bezeichnete Rinne in Verbindung. Vom letzteren gelangt man unter dem freien Ende der Subcoxa 3 nach der Atemrinne. Der rote Pfeil in Fig. 13 deutet uns diesen Weg an. Mit einer Präpariernadel kann man leicht von der Atemrinne aus unter der Subcoxalplatte hinweg in den metathoracalen Hohlraum gelangen. Wir sehen also, daß auf diesem Wege dem 2. und 3. Stigma von der Atemrinne aus Atemluft zugeführt werden kann. Zum 1. Stigma wird die Luft in der Bauchmitte zwischen den Beinen geleitet. Die Coxen und Trochanteren sind nach der Mitte zu stark behaart. Unter und zwischen diesen Haaren wird ein Luftweg von der Atemrinne zum 1. Stigma geschaffen.

Die Atemrinne wird bei der Imago in gleicher Weise gebildet wie bei der Larve.

Am Abdomen finden sich direkte Verbindungen zwischen der Atemrinne und dem Raum unter den Flügeln, die man bei oberflächlicher Betrachtung leicht übersehen kann. Es sind kleine Kanäle, die über die ganze Breitseite der Paratergite laufen und an der Grenze zweier aufeinanderfolgenden Segmente gelegen sind. Jedes Segment ist in das vorhergehende so hineingeschoben, daß die hintere Kante des vorderen Segments die dahinter liegenden Teile überragt. Auf der erhöhten Kante sitzen nun Haare. Auf diese Weise entsteht eine abgedeckte Rinne, die mit Luft gefüllt ist. Durch diese Verbindungskanäle wird die Circulation der Atemluft an der Außenseite des Körpers erhöht.

Atemöffnung. Die letzten Abdominalsegmente der Hemipteren erfahren bei der Imago eine sehr weitgehende Umgestaltung. Man bezeichnet sie ihrer Funktion entsprechend als Genitalsegmente. Ihre Morphologie bei *Notonecta* ist in den Arbeiten von Verhoeff und Heymons genau behandelt. Für uns kommen hier im besonderen das 7. und 8. Segment in Betracht, da sie bei der Bildung der Atemöffnung eine Rolle spielen. Über diese schreibt Heymons: „Bezüglich der Tergite ist hervorzuheben, daß dorsalwärts ihre Seitenteile die Neigung zeigen, von dem mittleren Teile sich abzutrennen. Hierdurch bilden sich wieder Paratergite aus; die im 7. und 8. Segment zur Entstehung von flossenförmigen Anhängen Veranlassung geben." Das Tergit des 8. Abdominalsegments ist sowohl beim Männchen wie beim Weibchen in der Mitte gespalten (Taf. 2 Fig. 15a u. b). Von der Dorsalseite gesehen bietet sich bei beiden Geschlechtern insofern ein verschiedenes Bild, als das Tergit beim Weibchen in seiner ganzen Länge mit den Paratergiten fest verbunden ist (Fig. 15b), während beim Männchen die Paratergite von dem Tergit zum Teil getrennt sind. Diese beim Männchen so weit gehende Trennung ist insofern von Wichtigkeit, als bei ihm der Geschlechtsapparat während der Begattung dorsalwärts so hoch geklappt wird, daß er weit zwischen den Paratergiten hervorragt. Die Ventralseite bietet bei beiden Geschlechtern ein verschiedenes Bild (Fig. 12a u. b). Während das 7. abdominale Sternit beim Weibchen in eine Spitze ausläuft (Fig. 12a Ste_7a), bildet beim Männchen das in ähnlicher Weise spitz auslaufende 8. Sternit den Abschluß der Bauchplatten (Fig. 12b Ste_8a). Von besonderem Interesse sind die Paratergite des 8. Abdominalsegments. Dieselben sind schaufelförmig, sehr beweglich und tragen 3 Gruppen von Haaren (Fig. 12a u. b), eine Gruppe von kurzen steifen Borsten, ferner lange, schlanke, nach hinten gerichtete Haare. die den von der Seitenkante des 7. Segments ausstrahlenden gleichen, und schließlich eine Gruppe von Haaren am ventralen Rand, die die Atemöffnung nach hinten und nach der Seite begrenzen. Den nach vorn gelegenen Rand der Atemöffnung bilden beim Weibchen Haare, die dem 7. Sternit aufsitzen, während beim Männchen die dem 8. Sternit aufsitzenden Haare diese Funktion übernehmen (Fig. 12a u. b *A*). An ihrer Basis findet sich das letzte stark vergrößerte Stigma. Das Öffnen und Schließen der Atemöffnung ist bei der Imago mehr der Willkür unterworfen als bei der Larve. Die Atemöffnung steht nun in direkter Verbindung mit der Atemrinne. Dies kann man

deutlich erkennen, wenn man das Abdomen des Tieres etwas über die Oberfläche hebt; dann klappen nämlich die Haare der Atemrinne von der Atemöffnung beginnend auf.

Wir hatten auf den eigenartigen Bau der Dorsalseite des 8. Segments hingewiesen (Fig. 15a u. b). Das Tergit und die Paratergite bilden hier eine Öffnung, durch die von der Atemöffnung aus Luft unter die Flügel direkt aufgenommen werden kann. In den Figg. 15a u. b soll die rot punktierte Linie die Lage der Deckflügel andeuten.

II. Normale Atmung.

Obwohl die Aufnahme der Atemluft bei der Larve und Imago fast übereinstimmend erfolgt, so ergeben sich doch infolge des Vorhandenseins der Flügel bei letzterer und infolge der Verlagerung einzelner Stigmen verschiedene Modifikationen, die einer genauen Besprechung unterzogen werden müssen. Ebenso wie die Larve kommt die Imago zum Zwecke des Atmens infolge ihres geringen spezifischen Gewichtes ohne besonderen Kraftaufwand an die Oberfläche des Wassers. Während der Aufnahme frischer Atemluft ist die Lage der Imago zur Oberfläche dieselbe wie bei der Larve. Das Tier bildet in der oben beschriebenen Art eine Atemöffnung. Durch diese kann die Atemluft zu allen Stigmen gelangen.

Betrachtet man das Tier in der Atemstellung, so wird man kurzhin sagen können, daß es im allgemeinen bewegungslos daliegt. Nur hin und wieder führt es kurze Schwimmstöße aus, ohne dabei seine Lage zur Oberfläche zu ändern. Es taucht nach einiger Zeit unter und hält sich an Pflanzenstengeln oder an irgendeinem anderen Gegenstande fest. In dieser Stellung verharrt es fast bewegungslos. Es wechselt mehrere Male seinen Ort. Nach etwa 30 bis 40 Minuten taucht es wieder auf. Es verharrt also viel länger unter Wasser als die Larve.

Wir hatten gesagt, daß das Tier in der normalen Atemstellung im allgemeinen bewegungslos daliegt. Mitunter bewegt das Tier die Coxen der beiden vorderen Beinpaare auf und nieder (dabei werden die beiden Hinterextremitäten an die Oberfläche gelehnt) und beschleunigt dadurch die Zufuhr frischer Luft zum 1. Stigma.

Bisweilen zieht das Tier, das im Begriff war die gewöhnliche Atemstellung einzunehmen, das Abdomen unter Wasser und putzt das Ende desselben lebhaft vermittels des letzten Beinpaares. Dieser Vorgang ist oft mehrere Male hintereinander zu beobachten,

bevor das Tier die Atemstellung einnimmt. Dieses Putzen wird dann geschehen, wenn der Haarkranz der Atemöffnung infolge gewisser Störungen nicht aufklappt.

Es ist naheliegend, daß in der Natur häufig Störungen der Luftwege eintreten werden. Hieraus läßt sich auch das oft sonderbare Verhalten des Tieres bei sonst normalen Bedingungen erklären. Die kommenden Versuche werden uns im einzelnen hierüber genaueren Aufschluß geben.

III. Atmung unter abnormen Verhältnissen.

Versuch 5. Mit einem Holzstäbchen, das mit Alkohol und Äther getränkt wird, bestreicht man dem Tier die Atemrinne und macht sie so benetzbar. Die Atemrinne setzt man dadurch außer Funktion. Bei diesem Versuch ist darauf zu achten, daß die Haare der Atemöffnung unbeschädigt bleiben.

Das Tier kommt zunächst an die Oberfläche und nimmt die normale Atemstellung ein. Nach kurzer Zeit entfernt es das Abdomenende von der Oberfläche, und einige Momente danach erscheint eine Luftblase an der Unterseite des Thorax. Vermittels entsprechender Bewegungen des 3. Beinpaares wird nun diese Luftblase in ganz ähnlicher Weise wie bei der Larve gegen die Atemrinne gepreßt. Die Wirkung dieses Vorganges ist die, daß die an den Thorax grenzenden Teile der Atemrinne zuerst hergestellt werden und nachher auch die anderen Teile an die Reihe kommen. Die in Unordnung geratenen Haare der Atemrinne werden durch streichende Bewegungen der Tarsen des 3. Beinpaares in ihre ursprüngliche Lage gebracht.

Meinen Objekten gelang es oft erst nach mehreren Stunden die Atemrinne gebrauchsfähig wiederherzustellen.

Woher kommt nun die Luftblase, die an der Unterseite des Thorax auftritt? Wenn sich ein wie oben behandeltes Tier in der gewöhnlichen Atemstellung befindet, dann hebt es, was es sonst nicht tut, das Abdomen etwas von den Flügeln ab. Dadurch entsteht zwischen den Flügeln und dem Rücken ein Hohlraum, in den durch die Atemöffnung und den oben erwähnten Spalt im 8. Tergit Luft einströmt. Oft geht dieser Luftaufnahme ein Streichen des Abdomenendes vermittels des letzten Beinpaares voraus. Vielleicht dient dies zum Lockern der Flügel. Hat das Tier in der beschriebenen Art die Luft aufgenommen, dann zieht es das Abdomenende von der Oberfläche weg, oder es taucht tiefer unter.

Jetzt wird das Abdomen wieder an die Flügel angelegt und die aufgenommene Luft nach vorn gepreßt. Sie gelangt unter die Subcoxa 3 und tritt dann an der Unterseite des Metathorax auf, um von da aus gegen die beschädigte Atemrinne gepreßt zu werden.

Das Tier bringt während des Versuches hin und wieder die Unterseite des Thorax an die Oberfläche, so daß die im Thorax gelegenen Stigmen in direkte Verbindung mit der athmosphärischen Luft treten. Was ist der Zweck dieses Verhaltens? Das durch die Anstrengungen ermattete Tier ruht sich aus und atmet dabei durch die thoracalen Stigmen. Hat das Tier eine Zeitlang so dagelegen, dann taucht es wieder unter, um seine Anstrengungen zum Wiederherstellen der Atemrinne fortzusetzen.

Bisweilen geschieht die Aufnahme von Sauerstoff während einer derartigen Ruhepause vermittels des letzten Stigmas in gewöhnlicher Atemstellung.

An dieser Stelle wird es vielleicht angebracht sein, auf das ähnliche Verhalten der Imago und Larve hinzuweisen, wenn man beiden die Atemrinne durch Bestreichen mit Äther und Alkohol außer Funktion setzt. Beide sind bestrebt, durch Pressen einer Luftblase die Atemrinne herzustellen. Nur die Art, wie diese Luftblase aufgenommen wird, ist nicht die gleiche. Sie ist durch die verschiedenartigen anatomischen Verhältnisse bedingt.

Versuch 6. Es wurden dem Tier die Haare der beiden Mittelreihen mittels einer feinen Schere fortgeschnitten. Nur die Haare der Atemöffnung blieben unbeschädigt, um sie in ihrer Funktion nicht zu stören.

Das Tier kam an die Oberfläche und nahm die normale Atemstellung ein. In den meisten Fällen wurde auch ein Teil der Haare der Atemrinne aufgeschlagen. In gleicher Weise wie beim vorigen Versuche wurde Luft unter die Flügel aufgenommen und gegen die Atemrinne gepreßt. Tauchte das Tier mit der aufgenommenen Luft unter und hielt es sich in der Weise an Pflanzenstengeln fest, daß das Abdomenende nach oben zeigte, so geschah es beim Anlegen des Abdomens an die Flügel, daß ein Teil der unter die Flügel aufgenommenen Luft in Form eines Bläschens am Abdomenende herausgepreßt wurde.

Einige Stunden später ging die Aufnahme der Atemluft ganz normal vor sich. Schneidet man dem Tiere die Haare der Mittelreihe in der beschriebenen Weise fort, so wird die Atemrinne in ihrer Funktion gestört, ohne jedoch dabei gebrauchsunfähig zu

werden. Während bisher die Haare der Mittellinie gemeinsam mit den Haarreihen der Seitenlinie an der Überdachung der Atemrinne in gleicher Weise Teil hatten, fällt diese Funktion jetzt den Haaren der Seitenlinie allein zu. Der Raum für die Atemluft an der Unterseite des Abdomens ist verkleinert, so daß der Gasaustausch hierdurch etwas herabgesetzt wird. Dies ist vielleicht der Grund, weshalb das Tier oft anfangs die Atemrinne aufklappt. Durch das Hindurchpressen der Luft suchen die Tiere die Atemrinne wieder in den alten Zustand zu bringen. Das Hindurchpressen der Luft geschieht so lange, bis sich das Tier an die neuen Umstände gewöhnt und sonstige kleine Störungen die sich beim Vorbereiten eines solchen Versuches nie vermeiden lassen, beseitigt hat. Tatsächlich finden wir das Tier nach einigen Stunden normal atmend vor.

Versuch 7. Es wurden dem Tiere zunächst die Flügelenden abgeschnitten und zwar etwa auf $^1/_3$ der Länge der Deckflügel. Das Ende des Abdomens auf der Rückenseite wurde vermittels eines feinen, mit schwachem Alkohol getränkten Holzstäbchens bestrichen, so daß die vorhandenen Luftbläschen entfernt wurden und dieser Teil unter Wasser schwarz erschien. In gleicher Weise wurde die Atemrinne außer Funktion gesetzt. Dabei wurde die Atemöffnung unbeschädigt gelassen.

Das Tier versuchte in normaler Weise Luft aufzunehmen. Es schwamm unregelmäßig umher und tauchte dann gewöhnlich mit dem Rücken nach oben aus dem Wasser, so daß ein Teil des Pronotums und auch ein Teil des Mesonotums herausragte. Waren Pflanzen im Wasser vorhanden, so benutzte das Tier diese, um kriechend aus dem Wasser emporzutauchen. Mehrere Male konnte ich deutlich beobachten, daß das Tier dann das Pronotum etwas vom Mesonotum abhob. Es war so die Möglichkeit vorhanden, daß atmosphärische Luft zum 1. Stigma gelangte. In dieser Stellung verharrte das Tier oft ziemlich lange (in einem Falle z. B. 20 Minuten). Das Tier kam auch hin und wieder mit der Thoraxunterseite an die Oberfläche des Wassers. Mitunter nahm das Tier auch die gewöhnliche Atemstellung ein. Andauernd putzte das Tier die Atemöffnung und den beschädigten Teil des Rückens wie auch die Atemrinne.

Nach dem Verhalten des Tieres zu schließen, leidet es an Atemnot und versucht, um diese zu beseitigen, eine größere Zahl von Stigmen mit der atmosphärischen Luft in Verbindung zu bringen. Es macht unregelmäßige Schwimmbewegungen oder kriecht heraus.

Ziemlich zufällig ist es, ob es bei diesen Schwimmbewegungen mit dem Rücken des Thorax oder mit der Bauchseite an die Oberfläche kommt. Die veränderten Gleichgewichtsverhältnisse, der Mangel der Luft unter dem Abdomen werden dazu führen, daß das Tier häufiger mit der Rückenseite des Thorax als mit dem Abdomen aus dem Wasser herauskommt.

Auch bei diesem Versuch treten Luftblasen an der Unterseite des Thorax auf, um gegen die Atemrinne gepreßt zu werden. Jedoch geschieht dies nicht so oft wie in den vorigen Versuchen. Bei den früheren Versuchen war es dem Tier möglich, durch die Atemöffnung und den Spalt an der Dorsalseite des 8. Abdominalsegments Luft unter die Flügel aufzunehmen. Das Tier bemühte sich bei diesem Versuch allem Anschein nach es zu tun, indem es die normale Atemstellung einnahm und mit den Tarsen des letzten Beinpaares das benetzte Ende des Rückens strich. Die Aufnahme der Luft unter die Flügel ist jedoch auf diesem Wege nicht möglich, da die Flügelenden fortgeschnitten sind. Dennoch kann das Tier direkt Luft unter die Flügel aufnehmen. In einigen Fällen konnte ich beobachten, daß das Tier, während es mit der Thoraxunterseite an der Oberfläche lag, das Abdomen von den Flügeln etwas abhob und Luft unter sie strömen ließ, danach dann untertauchte und die aufgenommene Luft gegen die Atemrinne preßte. Nun besteht noch eine andere Möglichkeit für die Herkunft der Luftblase. Es ist sehr wohl denkbar, daß größere Luftmengen aus den thoracalen Stigmen ausgepreßt werden können. Es ist dies insofern bemerkenswert, als dann die Frage nach der Herkunft der an der Unterseite des Thorax auftretenden Luftblase noch nicht vollständig erledigt wäre.

Einigen meiner Objekte gelang es, die Atemrinne herzustellen, andere gingen bei diesem Versuche zugrunde.

Der letzte Versuch scheint eine Bedeutung zu haben für die Frage, ob wir es mit rein exspiratorischen und rein inspiratorischen Stigmen zu tun haben. Besonders folgende beiden bei Gelegenheit eines solchen Versuches gemachten Beobachtungen scheinen von Wert zu sein.

In 2 Fällen löste sich, als das Tier unter Wasser getaucht war und das Abdomenende nach oben gerichtet hatte, vom Abdomenende eine Luftblase, wobei die Tarsen des letzten Beinpaares das Freiwerden der Luftblase unterstützten. In einem Falle geschah dies zweimal kurz hintereinander. Die Luftblase konnte nur aus dem letzten Stigma kommen, da das Abdomenende außen durch eine benetzte Zone

von der Luftschicht am Thorax abgeschlossen war. Die Beobachtung lehrt uns, daß durch das letzte Stigma Luft ausgestoßen werden kann.

Die folgende Beobachtung ist besonders in bezug auf die Reihenfolge der verschiedenen Stellungen des Tieres zur Oberfläche wichtig. Das Tier brachte zuerst die Thoraxunterseite an die Oberfläche, dann tauchte es unter und preßte eine an der Thoraxunterseite auftretende Luftblase gegen die Atemrinne. Die Bedeutung dieser Tatsache kommt später zur Sprache.

Versuch 8. Ich schnitt dem Tier zunächst das zweite Flügelpaar fast ganz fort, um den Raum unter den Deckflügeln besser benetzen zu können. Mit einem Holzstäbchen, das mit schwachem Alkohol getränkt wurde, bestrich ich dem Tier die Rückendecke. Nur ein kleiner Bezirk um das 2. und 3. Stigma blieb unberührt. Ich bestrich ferner auch die Atemrinne mit schwachem Alkohol, ohne dabei die Atemöffnung zu beschädigen.

Das Verhalten des Tieres war ein ähnliches wie im vorigen Versuche. Es brachte auch hier abwechselnd das Abdomenende, die Thoraxunterseite und das Pronotum an die Oberfläche, oder es kroch, wenn sich eine Gelegenheit dazu bot, aus dem Wasser heraus. Bei einem Tier, das noch nach 2 Tagen keines der beschädigten Teile hergestellt hatte, habe ich folgende Beobachtung mit genauen Zeitangaben gemacht.

Dauer des Vorganges	Lage
3 Minuten	a = Pronotum ragt aus dem Wasser
$1^1/_2$ „	b = Tier unter Wasser
17 „	a
2 „	b
4 „	a
1 „	b
13 „	a
$1^1/_2$ „	b
30 „	a
3 „	b
3 „	a
1 „	b
66 „	a
1 „	b
11 „	a
2 „	b

Während dieser Beobachtung, die etwa $2^3/_4$ Stunden dauerte, brachte das Tier das Abdomenende nie dauernd an die Oberfläche. Ich konnte zwar in einigen Fällen (etwa 4 mal) beobachten, daß das Tier infolge seiner Schwimmbewegungen in diese Lage kam. Ich verhinderte es jedoch, die normale Atemstellung einzunehmen, da ich feststellen wollte, wie sich die Tiere, auch ohne eines der im Abdomen gelegenen Stigmen zu gebrauchen, verhalten würde. Durch die Stellung a an der Oberfläche wurde erreicht, daß atmosphärische Luft unter dem Pronotum zum 1. Stigma und wahrscheinlich auch durch die Luftschicht an der Unterseite des Thorax, ferner unter der Subcoxa 3 zum 2. und 3. Stigma gelangen konnte. Der Gasaustausch kann also nur durch das 1. Stigma, eventuell auch durch die Stigmen 2 und 3 vor sich gegangen sein. Dasselbe Tier fand ich nach einigen Stunden mit der ganzen Bauchseite an der Oberfläche liegend vor, ein Zeichen, daß die obige Stellung nicht die Regel ist.

Das Auftreten der Luftblase am Thorax, welches in den vorigen Versuchen so häufig zu beobachten war, fand hier nur ausnahmsweise statt. Nur ganz selten konnte ich das Auftreten einer größeren Luftblase zwischen Deckflügel und Subcoxa 3 wahrnehmen und diese konnte nur aus dem 2. oder 3. Stigma kommen. In allen beobachteten Fällen (etwa 5) trat die Luftblase nur auf der einen Seite auf. Da sie sich infolge des geringen Raumes unter den Flügeln nicht ausbreiten konnte, wurde sie allem Anschein nach wieder durch eines der genannten Stigmen eingezogen. Für die im letzten Satze ausgesprochene Beobachtung kann ich mich jedoch nicht verbürgen. Unsere Auffassung über die Art des Gasaustausches macht das Ausstoßen der Luft aus einem der erwähnten Stigmen wahrscheinlich, da letztere ja ebenso inspiratorisch wie exspiratorisch wirken sollen. Man kann daher mit gutem Grund behaupten, daß die in den vorigen Versuchen so häufig auftretende Luftblase wenigstens zum Teil aus ausgeatmeter Luft bestehen kann. Es wird dies insoweit der Fall sein, als das Tier es nötig hat, verbrauchte Luft auszustoßen. Es muß jedoch bestritten werden, daß dies immer der Fall ist.

Bei diesem Versuch tritt es deutlich hervor, daß das reichliche Auftreten von Luftblasen an der Unterseite des Thorax davon abhängt, ob der Raum unter den Flügeln unversehrt ist oder nicht Das Auftreten dieser Luftblase ist also dadurch bedingt, daß größere Luftmengen unter die Flügel aufgenommen werden können.

Versuch 9. Ich hatte dem Tier das Ende des Raumes unter den Flügeln und die Atemrinne mit schwachem Alkohol bestrichen, ohne die Atemöffnung zu beschädigen.

In mehreren Fällen beobachtete ich, daß unter dem Pronotum eine Luftblase hervorgepreßt wurde, die dann wieder unter dem Pronotum verschwand. (Einmal habe ich es auch bei Gelegenheit des vorigen Versuches beobachten können.) Das Auftreten der Luftblase wurde durch das Anpressen des Pronotums an das Mesonotum hervorgerufen. Es ist also dem Tier die Möglichkeit gegeben, hier größere Luftmengen aufzunehmen.

Versuch 10. Die folgende Beobachtung ist mehr zufällig angestellt.

In einem Falle hatte ich ein Tier zwischen Glasleisten festgeklemmt und so ziemlich lange unter Wasser gehalten. Die Luft in der Atemrinne hatte ich mittels einer fein ausgezogenen Pipette fortgesaugt. Als ich das Tier wieder aus seiner Zwangslage befreite, lag es bewegungslos am Boden. Die Mattigkeit des Tieres mag zum Teil durch das Festklemmen hervorgerufen worden sein. Ich brachte es an die Oberfläche, so daß nur das Pronotum herausragte. Das Tier blieb $1^1/_2$ Stunden in dieser Stellung, wobei es sich allmählich zu bewegen begann. Als ich es wieder $^1/_2$ Stunde später besah, lag es regungslos am Boden. Es war wohl infolge seiner Bewegungen unter Wasser geraten und hatte nicht mehr die Kraft gehabt, wieder aufzutauchen. Nun brachte ich es noch einmal in die obige Stellung. Anfangs lag es regungslos da. Nach 1 Stunde konnte ich die ersten schwachen Bewegungen wahrnehmen, die nach der 2. Stunde etwas lebhafter wurden. Nach 3 Stunden waren die Schwimmstöße noch etwas lebendiger. Sie waren jedoch auch hier ziemlich kraftlos. In demselben Zustande befand sich das Tier noch nach $5^1/_2$ Stunden. Als ich es dann mehrere Stunden darauf in Augenschein nahm, lag es in der erwähnten Stellung tot da. Der Tod dürfte infolge der Behandlung eingetreten sein.

Bei einem anderen Objekt beobachtete ich unter ähnlichen Umständen, daß es 3 Stunden an der Oberfläche lag, so daß das Pronotum herausragte. Es hielt sich an Pflanzen mit den beiden vorderen Extremitätenpaaren fest und führte mit den Hinterbeinen gleichzeitig oder abwechselnd schwache Schwimmstöße aus.

Ähnliche Beobachtungen habe ich wiederholt angestellt.

Die Luft konnte in den beiden beschriebenen Fällen nur unter dem Pronotum aufgenommen werden. Die Tatsache, daß das erste

Tier zuerst bewegungslos dalag und sich dann allmählich zu regen begann, läßt sich nur durch eine Zufuhr frischer Luft unter dem Pronotum zum 1. Stigma erklären. Für ausgeschlossen halte ich es nicht, daß hierbei auch das 2. und 3. Stigma in Betracht kommt. Die im Abdomen gelegenen Stigmen waren in ihrer Funktion ausgeschaltet, da sich keine Luft in der Atemrinne befand und andererseits das Abdomen während der ganzen Beobachtung nie aus dem Wasser kam.

Wir können daher mit einiger Sicherheit schließen, daß in diesem Falle die im Thorax gelegenen Stigmen, zum mindesten das 1. Stigma, inspiratorisch wie exspiratorisch wirkt.

Aufklappen der Atemrinne. Wir können bei der Imago hin und wieder beobachten, daß sie die Atemrinne aufklappt. Die Bedingungen, unter denen dies geschieht, sind dieselben wie bei der Larve (vgl. p. 214).

Hier will ich noch folgenden interessanten Fall anführen. Bläst man dem Tier, wenn es sich in der gewöhnlichen Atemstellung befindet, vermittels einer feinen Röhre Zigarrenrauch durch die Atemöffnung in die Atemrinne, dann nimmt das Tier Luft unter die Flügel auf, taucht dann unter und säubert die Atemrinne, indem es eine Luftblase hindurchpreßt und diese unter Wasser zur Atemöffnung hinaus fahren läßt. Es kommt dann meistens an die Oberfläche und öffnet seine Atemrinne. In vielen Fällen tut sie letzteres sofort, ohne erst Luft durch die Atemrinne zu pressen. Der Rauch wird eine unangenehme Reizwirkung haben. Der Versuch zeigt auf experimentellem Wege, daß die Atemöffnung in direkter Verbindung mit der Atemrinne steht.

Versuch mit Kohlensäure. Ich benutzte hierzu ein Aquarium, das etwa bis zu $^3/_4$ seines Inhaltes mit Wasser gefüllt war. Oben wurde es fast ganz mit einem Glasdeckel abgeschlossen. Die Versuchsobjekte wurden nun in das Aquarium gebracht und Kohlensäure wurde hineingeleitet. Da die Kohlensäure schwerer ist als atmosphärische Luft, lagerte sie sich über die Oberfläche des Wassers und wurde allmählich immer dichter. Das Tier atmete, als sich noch nicht viel Kohlensäure über dem Wasser befand, in gewöhnlicher Atemstellung. Als die Luftschicht immer mehr mit Kohlensäure geschwängert wurde, hob das Tier das Abdomen von den Flügeln ab, nahm Luft unter diese auf und preßte sie durch die Atemrinne. Dies geschah des öfteren und meistens unter lebhaftem Putzen des Rückenendes. Dann wieder kam das Tier an

die Oberfläche, um in der gewöhnlichen Atemstellung Luft aufzunehmen. Es näherte sich schließlich, da eine Atemnot eintrat, in dem Maße der Oberfläche, daß die Atemrinne aufklappte. Dann wieder tauchte das Insect unter und führte unregelmäßige Schwimmbewegungen aus. Der Versuch endete meistens damit, daß das Tier mit offener Atemrinne an der Oberfläche betäubt liegen blieb.

IV. Die Anschauungen BROCHER's verglichen mit unseren Resultaten.

Um meine Anschauungen mit denen von BROCHER zu vergleichen, will ich einen seiner Versuche wörtlich zitieren. An einem wie in Versuch 5 behandelten Objekt stellt er folgende Beobachtungen an: „La Notonecte, appuyée sous et contre la surface, respire tranquillement. Puis, au bout d'un moment, elle commence à s'agiter, a l'air angoissée, bouge ses pattes, et l'on voit une forte boursouflure aérienne bomber sur le thorax, et quelquefois aussi le long du bord des élytres. L'animal se frotte furieusement le ventre avec ses pattes postérieurs, cherchant, mais en vain, à étendre cet air sur son abdomen. Parfois seulement, il réussit à en détacher une bulle, qui s'échappe.

Souveut la Notonecte se retourne subitement et fait émerger sa face dorsale, établissant ainsi, grace à l'espace qui sépare son dos de son prothorax, un contact avec l'atmosphère qui permet à l'air expiré qui l'enveloppe de s'échapper. D'autre fois, elle se détermine, dans le même but, à appliquer la face ventrale de son thorax contre la surface, en fléchissant les pattes qui l'en tiennent éloignée.

Je dois dire que ces résultats me parurent extraordinaires: ‚En effet, l'animal continuait à respirer par son ouverture habituelle, alors que l'air ne pouvait plus arriver à aucun des stigmates, primitivement, grâce à elle, en relation avec l'atmosphère, et, de plus, l'animal continuait à expirer de l'air,' sans qu'on pût se rendre compte par où il l'inspirait, puisque ses stigmates avaient été rendus inutilisables.'

C'est alors que surgit dans mon esprit l'analogie probable qui devait exister entre le système respiratoire de la Nèpe et celui de la Notonecte. La Nèpe aussi, pensais je, a de grands stigmates thoraciques, qui ne servent qu'à l'expiration, et six stigmates qui lui son inutiles, à tel point même qu'ils sont imperforés."

Der Autor glaubt dann, das letzte Stigma bei *Notonecta* ge-

funden zu haben. Er fährt weiter fort: „La découverte de ces nouveaux stigmates me permit alors de donner, à la dernière expérience, l'interprétation suivante: ‚La Notonecte n'inspire que par les stigmates, inconnus jusqu'alors, de son septième segment. [Gemeint ist das letzte Stigma. d. Verf.] Elle peut, sans que cela paraisse aucunement gêner son inspiration, être privée de l'usage de ses six autres paires de stigmates abdominaux'. Cependant, j'observai que les Notonectes, qui avaient subi les opérations précédemment indiquées, recommençaient néanmoins, au bout de quelque temps, à respirer, sans que l'expiration eût l'air de leur causer beaucoup d'efforts. La seule chose qu'on remarquait était une accumulation d'air, permanente et anormale, sur leur thorax (ventral); celui-ci était presque aussi argenté que c'est le cas pour la partie inférieure d'un Hydrophile.

Supposant que l'air expiré, ne pouvent plus passer que par son chemin habituel, sous le toit de poits de l'abdomen, s'échappait, peut-être, en passant sous les élytres, pour de là, par la face dorsale, gagner l'ouverture respiratoire, je fis une nouvelle expérience."

Es folgt dann ein Versuch, der in seiner Anordnung mit unserem Versuch 7 übereinstimmt.

In der Frage nach der Herkunft der am Thorax auftretenden Luftblase weichen Brocher's Anschauungen wesentlich von den meinigen ab. Die Tatsache, daß das Tier die Atemstellung einnimmt, daß darauf eine Luftblase an der Unterseite des Thorax erscheint, interpretiert Brocher dahin, daß das letzte Stigma dem Einatmen diene, während die 3 ersten Stigmen in diesem Falle das Ausstoßen der verbrauchten Luft besorgen. Brocher hat die Tatsache übersehen, daß jedesmal dem Auftreten der Luftblase an der Unterseite des Thorax eine Aufnahme von Luft unter die Flügel in der normalen Atemstellung vorhergeht. Die Luftblase stammt nach meiner Anschauung aus dem Raum unter den Flügeln, in den sie durch die Atemöffnung aufgenommen wird. Zur Begründung meiner Auffassung verweise ich auf die oben (S. 220) mitgeteilten Beobachtungen. Besonders beweisend scheinen mir die Versuche, bei denen die Aufnahme der Luft unter die Flügel verhindert oder erschwert ist. Im Versuch 7 hatten wir dem Tier die Möglichkeit genommen, Luft durch die Atemöffnung unter die Flügel aufzunehmen. Die Folge davon war ein weniger häufiges Auftreten der Luftblase als in den Versuchen 5 und 6. Im Versuch 8, bei dem fast der ganze Raum unter den Flügeln benetzt war, trat fast gar

keine Luftblase auf. In einigen wenigen Fällen beobachtete ich ein einseitiges Auftreten einer Luftblase. Unzweifelhaft stammte sie in diesem Versuche aus dem 2. oder 3. Stigma, aber der Unterschied gegenüber dem Verhalten bei völligem Unversehrtsein des Raumes unter den Flügeln war überaus auffällig. Ich erinnere weiter an ein ähnliches Verhalten der Larve (vgl. Versuche 1—4), die gleichfalls, wenn auch in anderer Weise wie die Imago, die zum Wiederherstellen der Atemrinne dienende Luft an die Außenseite des Körpers aufnimmt.

Brocher kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Resultat, daß man zwischen rein exspiratorischen und rein inspiratorischen Stigmen unterscheiden müsse. Nach seiner Ansicht gibt es „une seule paire de stigmates inspirateurs, celle du septième segment abdominal. [Gemeint ist das letzte Stigma. d. Verf.] Tous les autres stigmates servent à expirer l'air, qui envelloppant le corps d'une couche aérienne . . .“ Nur unter besonderen Umständen sollen die abdominalen Stigmen 4—9 dem Einatmen dienen. Ich halte die Frage, ob normalerweise gewisse Stigmen rein exspiratorisch, andere rein inspiratorisch wirken, für außerordentlich schwer zu entscheiden. Es bedarf jedenfalls zur Klärung dieser Frage noch weiterer Untersuchungen. Meine Beobachtungen sprechen mit großer Wahrscheinlichkeit dafür, daß sämtliche Stigmen sowohl bei der Larve wie bei der Imago unter normalen Verhältnissen ebenso inspiratorisch wie exspiratorisch wirken. Und das scheint auch mit Notwendigkeit aus dem Mechanismus der Atmung zu folgen.

In bezug auf den Ein- und Ausatmungsakt vertritt Brocher die Ansicht von Plateau, die ich auch für richtig halte. Plateau stellt bei einer großen Zahl von Insecten, so z. B. bei *Nepa*, Atembewegungen am Abdomen fest, über die er sich folgendermaßen ausläßt. „. . . l'expiration est seule active . . .“ Sie geschieht durch die Kontraktion der Muskel, die von den Tergiten nach den Parasterniten verlaufen. „L'inspiration est passive et a lieu sous l'influence de l'élasticité des téguments et des parois trachéennes.“ „On constate que l'inspiration est ordinairement plus lente que l'expiration.“ Ein praktisches Beispiel mag dies näher erläutern. Wenn wir einen mehrfach durchlöcherten Gummiball zusammendrücken und dann ins Wasser legen, so wird er durch alle Öffnungen Wasser einsaugen. Der Vorgang des Einatmens ist zum mindesten am Abdomen ein ähnlicher. Es ist schon aus diesem Grunde nicht einzusehen, daß von den vielen, z. B. in der Atemrinne gelegenen Stigmen nur 2 der

Einatmung dienen sollen, da doch alle mit der atmosphärischen Luft in Verbindung stehen.

Brocher beobachtet bei einem seiner Versuche, bei dem er das letzte Stigma verschließt, daß ein Tier die Atemrinne derart aufgeschlagen hat, daß das 8. und 9. Stigma der einen Seite sichtbar sind. Daraus zieht er den Schluß, daß das Tier vermittels dieser beiden Stigmen allein einatmet. Unsere anatomischen Betrachtungen wie auch das Beispiel des Gummiballes läßt diese Ansicht als unzutreffend erscheinen.

Weiter beobachtete Brocher bei Tieren, die wie in den Versuchen 5 und 6 behandelt waren, ganz richtig, daß die Tiere ins Wasser getan, zuerst die Atemstellung einnahmen [d. h. nach seiner Ansicht ruhig vermittels des letzten Stigmas einatmeten], dann untertauchten und eine Luftblase am Thorax hervorpreßten [d. h. nach seiner Auffassung, sich der von den 3 ersten Stigmen ausgeatmeten Luft entledigen wollten]. Zunächst muß darauf hingewiesen werden, daß beide Tatsachen momentan aufeinander folgen. Wenn sich nun Brocher zu Plateau's Ansicht bekennt, so müßte dem Akt des Einatmens doch immer erst ein Akt des Ausatmens voraufgehen; denn danach muß das Tier zuerst ausgeatmet haben, um einatmen zu können. Es müssen sich also sehr schnell folgen: „Ausatmen — Einatmen“ und nicht „Einatmen — Ausatmen“. Wenn wir also unsere obige Beobachtung nach der Anschauung von Brocher erklären wollen, so verwickeln wir uns in Widersprüche. Sehr gut läßt sich die Beobachtung nach unserer Anschauung erklären. Das Tier hatte die Atemstellung eingenommen, um Luft unter die Flügel aufzunehmen, war dann untergetaucht und hatte die so aufgenommene Luft gegen die Atemrinne gepreßt.

Es sei hier noch einiges angeführt, was gegen die Anschauung von Brocher spricht. Die Tatsache, daß das Tier (z. B. in Versuch 7) die Thoraxunterseite an die Oberfläche bringt, hatten wir zunächst dahin ausgelegt, daß das Tier in dieser Stellung mit den im Thorax gelegenen Stigmen atmen kann. Brocher glaubt, daß das Tier dies deshalb tut, um sich der Luft zu entledigen, die von den 3 ersten Stigmen ausgeatmet ist. Nun hatten wir bei Gelegenheit des Versuches 7 auf die Reihenfolge folgender Tatsachen hingewiesen: Das Tier bringt zuerst die Thoraxunterseite an die Oberfläche, taucht dann unter und preßt eine Luftblase gegen die Atemrinne. Nach Brocher's Anschauung über die Art des Gasaustausches müßte diese Beobachtung dahin interpretiert werden, daß

dem Akt des Ausatmens (Thoraxunterseite oben) das Auftreten einer Luftblase, d. h. momentan darauf nochmals ein Ausatmungsakt folgt. Zu BROCHER's Anschauung würde nur eine umgekehrte Reihenfolge der Tatsachen passen. Nach meiner Auffassung ist die Beobachtung einfach zu erklären. Das Tier brachte die Thoraxunterseite an die Oberfläche, einerseits um zu atmen, andrerseits um Luft in den Raum unter den Flügeln aufzunehmen. Es war dann untergetaucht und hatte die Luft gegen die Atemrinne gepreßt.

Meine Beobachtungen ergeben — wenigstens bei der Atmung unter abnormen Verhältnissen — einige direkte Beweise dafür, daß gewisse Stigmen, die nach BROCHER rein inspiratorisch oder rein exspiratorisch wirken, sowohl das Einatmen wie das Ausstoßen der verbrauchten Luft besorgen können. In Versuch 7 konnte ich in 2 Fällen beobachten, daß eine Luftblase aus dem letzten Stigma ausgestoßen wurde und sich vom Körper des Tieres loslöste. (Nach BROCHER wirkt dieses Stigma rein inspiratorisch.) Weiterhin konnte ich des öfteren beobachten, daß ermattete Tiere, die derart mit ihrer Dorsalseite aus dem Wasser tauchten, daß das Pro- und Mesonotum über die Oberfläche zu liegen kam, durch Abheben des Pronotums eine Luftzufuhr zum 1. Stigma ermöglichten. Daß das Stigma in diesem Falle inspiratorisch wirken mußte, geht daraus hervor, daß sich ermattete Tiere erholten, andere in dieser Stellung am Leben blieben. (Nach BROCHER sollen die 3 ersten Stigmen rein exspiratorisch wirken.)

Die Beobachtungen BROCHER's, die sehr exakt ausgeführt sind, lassen sämtlich eine Erklärung nach meiner Auffassung zu. Ich habe nicht alle anfechtbaren Punkte besprochen, da mich dies zu weit führen würde. Nur auf die wichtigsten Momente bin ich in meiner Besprechung eingegangen.

Atmung unter Luftabschluß.

Die *Notonecta* nimmt an der Oberfläche des Wassers Atemluft auf, taucht dann unter und hält sich längere Zeit unter Wasser. Ihr Atembedürfnis scheint ein sehr großes zu sein. Die Aufnahme der Atemluft an der Oberfläche spricht mit aller Wahrscheinlichkeit dafür, daß die Tiere bei Luftabschluß unter Wasser nicht existieren können. Über diese Frage bestehen schon ältere Versuche.

HAUSMANN beschreibt in seiner Abhandlung zuerst derartige Untersuchungen. Er brachte Notonecten unter Luftabschluß und fand, daß schon nach 5 Minuten die Bewegungen der Tiere

schwanden. Als er dann die Tiere wieder aus dem Wasser nahm, erholten sie sich nach etwa 3 Stunden.

Plateau, der in seiner Abhandlung: „Les Myriopodes marins et la résistance des Arthropodes à respiration aérienne à la submersion. 1890“ vergleichende Untersuchungen über die Lebensdauer der Wasserinsecten und Landinsecten anstellt, findet, daß letztere unter diesen Bedingungen länger leben als erstere. Er begründet es folgendermaßen: „Les Insectes nageurs, qui comme les Coléopteres dytisciens emportent avec eux une couche d'air, resistent moins longtemps à submersion que les Insectes exclusivement terrestres. La cause de cette infériorité semble résider dans l'activité plus grande des Insectes aquatiques au sein de l'eau, activité qui détermine une consommation plus rapide de la provision d'oxygène.“ Er berichtet, daß Landinsecten bis zu 15 Tagen unter Luftabschluß am Leben blieben.

Sehr eingehende Untersuchungen über die Atmung bei Luftabschluß stellt Dogs bei *Nepa cinerea* (p. 48—54) an. Er findet, daß die Larven nicht so lange unter Wasser aushalten wie die Imagines, und erklärt diese Tatsache damit, daß letztere größere Luftmengen mit sich führen als erstere. Weiter stellt er fest, daß die Tiere in gut durchlüftetem Wasser länger leben als in gewöhnlichem Wasser. Er gibt folgende Erklärung für die Atmung unter Wasser: „Es findet ein Gasaustausch zwischen Wasser und Luftschicht am Insekt statt. Die ausgeatmete Kohlensäure tritt aus der Luftschicht in das Wasser hinüber, dieses wiederum gibt Sauerstoff an die Luftschicht ab, der dann zum Atmen verwendet wird.“

Interessant ist die Atmung von *Corixa* unter Wasser, die Hagemann (p. 19—20) beschreibt. Das Tier fächelt sich unter normalen Verhältnissen durch Bewegungen des letzteren Beinpaares frisches Wasser zu. Bei *Notonecta* sind ähnliche Bewegungen nicht festzustellen.

Wie verhält sich nun *Notonecta* bei Luftabschluß? Zu meinen Versuchen benutze ich einen weiten, niedrigen Zylinder, der oben mit engmaschiger Gaze verschlossen war. Dieses Gefäß brachte ich in ein Wasserbecken, so daß es ganz im Wasser stand. Wurden nun die Tiere in den Zylinder gebracht, so war ihnen die Möglichkeit genommen, an die Oberfläche zu gelangen. Bei einigen Versuchen wurde das Wasser dauernd gut durchlüftet. Es wurde dabei darauf geachtet, daß die im Zylinder befindlichen Tiere mit den Luftblasen des Luftstromes nicht in Berührung kamen.

No.	Versuch	Objekt und Behandlung	Temperatur (Celsius)	Anzahl	Die Tiere leben (in Stunden) ½ 1 1½ 2 3 4 5 6 7 8 9 10
			Grad		
1.	Leitungswasser	Larve I	18	1	●
2.	„	Larve II	18	1	● ●
3.	„	„	20	1	● ●
4.	„	Larve III	20	1	● ●
5.	„	Larve IV	17½	2	● ● ●
6.	Leitungswasser 3 Tage alt	„	20	1	● ● ●
7.	Leitungswasser 1 Tag alt	Larve V	20	3	● ● ● ●
8.	Leitungswasser 4 Tage alt	„	18	2	● ● ●
9.	durchlüftetes Wasser	„	17	2	● ● ● ●
10.	Leitungswasser	Imago	13	1	● ● ● ● ● ●
11.	durchlüftetes Wasser	„	11	1	● ● ● ● ● ● ● ●
12.	„	„	7	3	lebte 4 Tage, dann Versuch abgebrochen
13.	„	„	6	3	lebte 16 Tage. Unter den Flügeln befand sich Luft
14.	Leitungswasser 1 Woche alt	„	4—6	1	lebte 1 Woche
15.	durchlüftetes Wasser	Deckflügel mit Lack bestrichen	6	2	● ● ● ● ● ●
16.	„	„	6	1	● ● ● ● ● ● ● ● ● ●
17.	„	„	6	2	● ● ● ● ● ● ● ●
18.	„	Ein Deckflügel abgeschnitten	6	1	● ● ● ● ● ● ● ● ● ● ● ●
19.	„	„	4½	1	lebte 4 Tage
20.	„	1. Flügelpaar abgeschnitten	4	1	lebte 4 Tage
21.	„	2. Flügelpaar abgeschnitten	4—5	2	Ein Tier lebte 2 Tage, das andere 6 Tage
22.	„	„	4	2	Ein Tier lebte 3 Tage, das andere 6 Tage
23.	„	„	4	2	Ein Tier lebte 24 Stunden, das andere 27 Stunden
24.	„	„	5	2	Ein Tier nach 3 Tagen bewegungslos, nach 1 weiteren Tage herausgenommen, erholte es sich. Das andere lebte 1 Tag
25.	„	Beide Flügelpaare abgeschnitten	6	1	● ● ● ● ● ●
26.	„	Raum unter den Flügeln benetzt			● ● ● ● ● ●

Ich stellte zuerst derartige Versuche mit Larven an (vgl. Versuche 1 bis 9). Ich konnte dabei feststellen, daß die in der Atemrinne und an der Thoraxunterseite befindliche Luft allmählich schwand. Ältere Larven lebten unter ungefähr gleichen Verhältnissen

länger als jüngere Larven. Immer aber gingen die Larven in verhältnismäßig kurzer Zeit zugrunde (bis zu 2 Stunden).

Zu ähnlichen Resultaten führten Versuche mit Imagines. Wurde eine Imago in den Versuchszylinder gebracht, so versuchte sie zunächst aufzutauchen. Da ihr dies nicht gelang, schwamm sie unruhig hin und her. Sie tauchte dann so weit auf, als sie es konnte, und putzte ihre Atemöffnung. Dieses Spiel wiederholte sich mehrere Male, bis das Tier sich oben an der das Gefäß abschließenden Gaze festhielt und in dieser Stellung ruhig verblieb.

Unter den genannten Umständen wird sich eine steigende Atemnot einstellen. Ich will 3 Stadien der Atemnot unterscheiden. Als 1. bezeichne ich dasjenige, in welchem das Tier noch eine Luftschicht an der Bauchseite hat. Dieses Stadium dauert in etwas abgestandenem Leitungswasser von 12 ° C etwa 70 Minuten, in durchlüftetem Wasser von derselben Temperatur etwa 2—3 Stunden. In diesem Stadium ist das spezifische Gewicht des Tieres geringer als das Wasser. Befreit man es aus seiner Zwangslage, so gelangt es infolge des Auftriebes an die Oberfläche und klappt, da die Atemnot eine gewisse Stärke erreicht hat, die Atemrinne auf. Ein ähnliches Verhalten konnten wir oben (S. 227) feststellen.

Als 2. Stadium der Atemnot will ich dasjenige bezeichnen, in welchem die Luft an der Bauchseite geschwunden ist. Das spezifische Gewicht des Tieres ist in diesem Falle größer als das des Wassers. Nur mit einiger Mühe vermag das Tier sich schwimmend aufwärts zu bewegen. Befreien wir es aus dem Zylinder, so hat es oft dann noch die Kraft, an Pflanzenstengeln aus dem Wasser zu kriechen oder mit einiger Kraftanstrengung schwimmend die Oberfläche zu erreichen. Was die Dauer dieses Stadiums betrifft, so deckt sie sich fast genau mit der in der Tabelle angegebenen Lebensdauer.

Das 3. Stadium ist dasjenige, in welchem das Tier zu keinen Eigenbewegungen mehr fähig am Boden liegt und dort verendet. Des öfteren nahm ich Tiere, die sich in diesem Stadium befanden, aus dem Wasser und legte sie auf Fließpapier. Sie erholten sich dann meistens nach mehreren Stunden.

Bemerkenswert ist es, daß bei diesen Versuchen die in der Atemrinne befindliche Luft sehr bald schwand, während die Luftschicht unter den Flügeln auch dann noch vorhanden war, wenn die Tiere regungslos am Boden lagen. Das allmähliche Schwinden der Luft in der Atemrinne ist dahin zu erklären, daß ein Gasaustausch zwischen Luftschicht am Insect und dem Wasser stattfindet.

Der vom Tier aufgenommene Sauerstoff wird im Körper verbraucht. Die ausgeatmete Kohlensäure ist nun sehr leicht in Wasser löslich, viel leichter als z. B. Sauerstoff. Es ist daher erklärlich, daß die Luftschicht an der Unterseite des Körpers, die sich immer mehr mit ausgeatmeter Kohlensäure schwängert, allmählich schwindet. Die Tatsache, daß die Luftschicht in der Atemrinne sich in durchlüftetem, also sauerstoffreichem Wasser länger hält als in gewöhnlichem Wasser, deutet darauf hin, daß Sauerstoff aus dem Wasser durch Diffusion in die Luftschicht übertritt. Weshalb bleibt nun die Luftschicht unter den Flügeln länger bestehen? Zunächst läßt sich nur der Grund anführen, daß diese Luftschicht hermetisch gegen das umgebende Wasser abgeschlossen ist.

Ganz andere Resultate erhielt ich bei niederen Temperaturen unter 6° C. Unter diesen Verhältnissen blieb das Tier viel länger am Leben, tage-, ja wochenlang. Auch bei diesen Versuchen schwand die Luftschicht an der Unterseite des Körpers schon innerhalb einiger Stunden, während die Luftschicht unter den Flügeln während der ganzen Dauer des Versuches bestehen blieb. Die längere Lebensdauer bei niedrigen Temperaturen läßt sich einerseits durch einen herabgesetzten Stoffumsatz im Körper erklären, andrerseits dadurch, daß im kälteren Wasser mehr Sauerstoff gelöst ist als im wärmeren. Die Versuche 12 und 13 in durchlüftetem Wasser und der Versuch 14 in undurchlüftetem Wasser ergeben keinen wesentlichen Unterschied. Die Tiere können, wie gesagt, bei niedrigen Temperaturen unter 6° C wochenlang unter Luftabschluß leben.

Wir wollen jetzt der Frage nachgehen, ob eine Sauerstoffzufuhr aus dem umgebenden Wasser stattfindet, d. h. ob das Tier unter den genannten Verhältnissen atmet. Es entsteht ferner die Frage: Wo findet ein Gaswechsel statt? Die Tatsache, daß eine Luftschicht unter den Flügeln bestehen blieb, brachte mich auf die Vermutung, daß diese eine Rolle für den Gasaustausch spielen könnte. Ich stellte daher folgenden Versuch an. Es wurden dem Tiere die Deckflügel leicht mit schwachem Alkohol bepinselt und dann mit Eisenlack bestrichen. Ich überließ die so behandelten Tiere erst einige Tage sich selbst, um ihnen die Möglichkeit zu geben, sich zu erholen. Sie zeigten ein normales Verhalten, ohne durch die Lackschicht auf den Flügeln gestört zu sein. Wurden die Tiere bei Luftabschluß in Wasser von niedrigen Temperaturen (unter 6° C) gebracht, so gingen sie innerhalb einiger Stunden ein. Meine wiederholt angestellten Versuche ergaben immer dasselbe Resultat (vgl.

Versuche 15—17). Danach halte ich es für erwiesen, daß überhaupt ein Gaswechsel stattfindet, daß dieser ferner durch die Flügel vor sich gehen muß. Obwohl die Flügel wegen ihrer Dicke dazu zunächst ungeeignet erscheinen mögen, so ist die Tatsache eines durch sie hindurchgehenden Gaswechsels auf Grund der eben angeführten Versuche nicht von der Hand zu weisen. Das Sauerstoffbedürfnis des Tieres scheint jedoch bei niedrigen Temperaturen ein derart geringes zu sein, daß die durch die Flügel hindurchdiffundierende Menge dem Bedürfnis des Tieres genügt. Demnach wäre es auch erklärlich, daß sich die Tiere in undurchlüftetem Wasser bei niedrigen Temperaturen ebensogut am Leben erhalten wie in durchlüftetem Wasser. Nehmen wir als bewiesen an, daß die Sauerstoffaufnahme durch die Flügel hindurch stattfindet, so scheinen noch zwei Möglichkeiten vorzuliegen. 1. Es findet ein Gaswechsel zwischen der Luftschicht unter den Flügeln und dem umgebenden Wasser statt. Der Sauerstoff würde so den Stigmen 2 und 3 zugeführt werden; oder 2. der Gaswechsel erfolgt zwischen dem Blut, das die Flügel reichlich durchströmt, und dem umgebenden Medium. Schließlich wäre es auch denkbar, daß beiderlei Faktoren zusammenwirken. Wegen Materialmangels konnte ich leider nur wenige Versuche anstellen, die daher keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen. Zur Klarstellung der beiden Fragen schnitt ich den Tieren zunächst einen und dann beide Deckflügel ab (vgl. Versuche 18—20). Ich überließ die Tiere zunächst einige Tage sich selbst, bevor ich sie zu einem Versuch verwandte. Die so behandelten Tiere lebten im günstigsten Falle (Versuch 20) nur 4 Tage. Bei Versuch 20 war, als das Tier bewegungslos am Boden lag, zwar noch eine Luftschicht unter dem 2. Flügelpaar vorhanden, jedoch beschränkte sie sich auf einige Stellen. Das 2. Flügelpaar hatte die Luftschicht gegen das umgebende Wasser nicht vollständig abzuschließen vermocht. Ähnliche Versuche stellte ich mit Tieren an, denen das 2. Flügelpaar abgeschnitten wurde. Auch diese blieben nur einige Tage am Leben, jedoch zuweilen länger als die vorher behandelten Objekte (vgl. Versuche 21—24). Auch hier erglänzten am Schlusse des Versuches nicht die ganzen Flügel silbern. Stellenweise war Wasser unter sie getreten. Die Deckflügel allein vermögen also auch keinen dichten Abschluß gegen das Wasser zu bilden. Besonders am hinteren Ende des Körpers ist der Luftraum offen.

Schnitt man dem Tier beide Flügel ab, so lebte es nur wenige Stunden unter Wasser. Ich verfuhr bei dem Versuche 25 in der

Weise, daß ich zuerst das 1. Flügelpaar abschnitt und dann nach einigen Tagen auch das 2. Als ich das Tier unter Luftabschluß brachte, war die Atemrinne unversehrt. Auch dieser Versuch zeigt uns, wie wichtig es für das Tier ist, sich die Luftschicht unter den Flügeln zu erhalten. Hierzu müssen beide Flügelpaare unversehrt sein.

Ein Gasaustausch zwischen dem die Flügel durchströmenden Blut und dem Wasser scheint kaum ins Gewicht zu fallen; denn Objekte, denen ich dadurch die Luftschicht fortnahm, daß ich Wasser unter die Flügel treten ließ, lebten nur wenige Stunden unter Luftabschluß (vgl. Versuch 26). Es wäre wünschenswert, die Versuche in letzterer Hinsicht fortzusetzen.

Das Resultat der letzten Versuche läßt sich dahin zusammenfassen, daß ein Gasaustausch zwischen der Luftschicht unter den Flügeln und dem umgebenden Wasser stattfindet, daß also für die Atmung unter Wasser die Stigmen 2 und 3 herangezogen werden.

Bei Gelegenheit der normalen Atmung hatten wir gezeigt, daß sich die Tiere längere Zeit unter Wasser halten. Nun muß nach der vorhergehenden Erörterung ein Schwinden der Luftschicht am Körper stattfinden, da die ausgeatmete Kohlensäure sehr leicht im Wasser gelöst wird. Es läßt sich daher für alle im Wasser lebenden Insecten, die ähnlich wie *Notonecta* eine Luftschicht an der Außenseite des Körpers mit sich führen und sich längere Zeit unter Wasser halten, folgender wichtige Schluß ziehen. Das Quantum der an der Oberfläche des Wassers ausgeatmeten Luft ist kleiner als die Menge der frisch eingeatmeten und an die Außenseite des Körpers aufgenommenen Luft.

Biologische Notizen.

Die Frage nach dem Vorkommen der Larven und Imagines von *Notonecta glauca* ist, soweit ich mich in der Literatur umgesehen habe, noch nicht ganz aufgeklärt. Die meisten Autoren beschränken sich auf einzelne zum Teil ungenaue Angaben, ohne das Vorkommen im Zusammenhang darzustellen.

Vorausgeschickt sei, daß der Winter 1909/10 ein ziemlich milder war. Das Leben in der Natur entfaltete sich in dem darauffolgenden Frühling ziemlich früh.

Meinen Erörterungen schicke ich die folgende Tabelle voraus, die uns das Vorkommen von *Notonecta glauca* im Jahre 1910 in der Umgebung von Greifswald wiedergibt.

Copuliert und Eier gelegt	Anfang April
Auftreten von Larve I	Mitte Mai
„ II	Ende Mai
„ III	Um das erste Drittel des Juni
„ IV	Um das zweite Drittel des Juni
„ V	Im ersten Drittel des Juli
Auftreten der Imago	Ende Juli und Anfang August

Die Angaben der Tabelle sind in der Weise gemacht, daß ich diejenigen Daten festgelegt habe, an welchen das betreffende Stadium am häufigsten vorkam. Natürlich hat jedes Stadium einen gewissen Spielraum. Um vielleicht ein Beispiel anzuführen, kam Larve V auch noch im August vor. Vereinzelt waren Larven IV zu dieser Zeit noch anzutreffen.

Von der Eiablage vergeht bis zum Ausschlüpfen der Larven etwa $1^1/_2$ Monat. Kuhlgatz gibt für diese Entwicklungsperiode 14 Tage an. Diese Zahl ist entschieden zu niedrig gegriffen. Zwischen den einzelnen Larvenstadien ist ein Zwischenraum von etwa 10—14 Tagen vorhanden. Der Zwischenraum zwischen Larve V und den Imagines ist etwas größer. Die Imagines gebrauchen einige Monate, um geschlechtsreif zu werden. Nur selten kommt es vor, daß Tiere noch in demselben Jahre reif werden. Die Regel ist, daß sie erst im kommenden Frühling so weit entwickelt sind, um copulieren zu können. Bald nach der Eiablage sterben die Imagines ab. Ussing äußert die Ansicht, daß die *Notonecta* länger als 1 Jahr lebt. Für unser Klima trifft das nicht zu. Es tritt jährlich nur eine Generation auf. Kuhlgatz vertritt die Ansicht, daß jährlich zwei Generationen auftreten. Das ist unrichtig. Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, verstreicht zwischen der Eiablage und dem Ausschlüpfen der Imagines eine Zeit von etwa 4 Monaten. Wenn man noch bedenkt, daß die Imagines eine gewisse Zeit gebrauchen, um geschlechtsreif zu werden, so wird es einleuchten, daß jährlich nur eine Generation in unserem Klima vorkommen kann. Vielleicht ist der Irrtum von Kuhlgatz auf eine Vermischung mit *Notonecta lutea*, zu der ich mich jetzt wende, zurückzuführen.

Notonecta lutea kommt in der Umgegend von Greifswald nur selten vor. Ich habe daher meine Untersuchungen über diese Art noch nicht zum Abschluß bringen können. Soviel scheint mir sicher zu sein, daß *Notonecta lutea* im Spätherbst, also etwa Ende September, zur Eiablage schreitet. Im September fand ich Imagines dieser Art

in Copula und konnte auch die Eiablage beobachten. Aus den im Aquarium abgelegten Eiern schlüpften, als ich es in ein warmes Zimmer brachte, Mitte Februar die Larven aus. In der Natur wird dies bei Auftreten einer wärmeren Temperatur im Frühling geschehen. Die *Notonecta lutea* ist daher der *Notonecta glauca* sozusagen um 2 Monate in der Entwicklung voraus. Bemerkenswert ist, daß bei der letzteren Art die Imagines, bei der ersteren die Eier überwintern.

Folgendes sei noch erwähnt. Brocher spricht an einer Stelle die Vermutung aus, daß *Notonecta glauca* sich derart im Fluge erhebt, daß sie zunächst mit ihrer ganzen Dorsalseite emportaucht. Ich habe dies in einem Falle beobachten können.

Noch eine Beobachtung möchte ich hier mitteilen. Ich beobachtete in verschiedenen Fällen, daß Imagines in der Atemstellung Kot in einem weiten Bogen ausspritzten.

Beziehungen zwischen *Notonecta* und anderen Wasserwanzen.

Eine Ähnlichkeit zwischen *Notonecta* und *Corixa* besteht zunächst im Bau des Pronotums. Unter normalen Verhältnissen taucht *Corixa* mit der Dorsalseite auf und nimmt an der Oberfläche des Wassers durch Abheben des Pronotums vom Mesonotum Atemluft auf. Unter besonderen Umständen, die wir oben erwähnt haben, kann auch *Notonecta* diese Art der Luftaufnahme anwenden.

Wir hatten gesehen, daß die Imago von *Notonecta* bei gewissen Störungen Luft durch die Atemöffnung und einen Spalt auf der Dorsalseite des 7. Abdominalsegmentes unter die Flügel aufnimmt. Nun wird bei den Imagines von *Belostoma* Luft durch die Atemöffnung und einen ähnlichen Spalt an der Dorsalseite unter die Flügel aufgenommen und so den thoracalen Stigmen zugeführt.

Was bei *Belostoma* und *Corixa* das Normale ist, erscheint bei *Notonecta* als abnormer Vorgang. Es liegt nahe, *Notonecta* als den Ausgangspunkt für die Entstehung von Formen wie *Corixa* und *Belostoma* zu betrachten.

Ähnlich wie bei *Notonecta* finden sich bei den *Nepa*-Larven auf der Bauchseite des Abdomens 2 Rinnen, die von Haaren abgedeckt werden und Luft enthalten. Diese Verhältnisse sind wiederholt beschrieben worden, zuletzt von Dogs, der sie als Atemrinne bezeichnet. Ihr Bau und ihre Funktion zeigen eine weitgehende Übereinstimmung mit *Notonecta*. Eine Divergenz tritt erst bei der

Imago von *Nepa* auf, bei der sich — unter gleichzeitiger Ausbildung der Paratergite des 8. Abdominalsegments zu einer Atemröhre — die larvale Atemrinne verändert. Auch bei *Notonecta* zeigen die Paratergite des entsprechenden Segments eine große Beweglichkeit und tragen an ihrer Basis umfangreiche Stigmen, so daß wir in ihnen mit Verhoeff und Heymons einen Vorläufer der Atemröhre von *Nepa* sehen können.

Im Zoologischen Zentralblatt 1910 findet sich ein Referat von Handlirsch über ein von Kirkaldy neu aufgestelltes System der Hemipteren. Nach dem Prinzip Schiödte's werden 2 Hauptgruppen unterschieden: Trochalopoda und Pagiopoda. Bemerkenswert ist, daß Kirkaldy die *Nepidae* der ersten Gruppe unterstellt, während die *Notonectidae*, *Corisidae*, *Belostomidae* usw. der zweiten Gruppe zugeteilt werden. „Die zur Begründung einer so tiefgehenden Änderung des bisher üblichen Systems unerläßlichen morphologischen und phylogenetischen Ausführungen hat uns der Verfasser vorenthalten. Dafür gibt er aber ein kleines Entwicklungsschema.“ Nach diesem sollen die *Nepidae* ein Seitenast der *Reduviidae* sein. Danach würde es sich in der Übereinstimmung zwischen *Notonecta* und *Nepa* nur um eine Konvergenzerscheinung handeln. Über die Richtigkeit der Anschauungen von Kirkaldy habe ich kein Urteil.

Literaturverzeichnis.

BETHE, A., 1894, Über die Erhaltung des Gleichgewichts, in: Biol. Ctrbl., Vol. 14, p. 95—104.

BROCHER, F., 1909, Recherches sur la respiration des insectes aquatiques adultes. La Notonecte, in: Ann. Biol. lacustre, Vol. 4, p. 9—32.

BURMEISTER, A., 1832, Handbuch der Entomologie, Vol. 1 u. 2, Berlin.

COMSTOCK, J. H., 1887, Note on respiration of aquatic bugs, in: Amer. Entomologist, Vol. 21, No. 6, p. 577—578.

DOGS, W., 1908, Metamorphose der Respirationsorgane bei Nepa cinerea, in: Mitt. nat. Verein Neuvorpommern Rügen, Jg. 40; zugleich Diss. Greifswald (mir hat die Diss. vorgelegen).

DUFOUR, L., 1833, 1. Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hemiptères, in: Mém. Savants étrang. Acad. Sc. Paris, Vol. 4, p. 129—462.

—, 1834, 2. Resumé des recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères, in: Ann. Sc. nat. (2), Zool., Vol. 1, p. 232—239.

FIEBER, F. H., 1851, 1. Genera Hydrocorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, in: Abh. böhm. Ges. Wiss. (5), Vol. 7, p. 181 bis 212.

—, 1851, 2. Rhynchotographien, ibid., p. 426—486.

—, 1861, 3. Die europäischen Hemiptera, Prag.

HAGEMANN, J., 1910, Beiträge zur Kenntnis von Corixa, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Anat.; zugleich Diss. Greifswald (mir hat die Diss. vorgelegen).

HANDLIRSCH, H., 1899, Wie viele Stigmen haben die Rhynchoten? Ein morphologischer Beitrag, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 49, p. 499—510.

HAUSMANN, S. F. L., 1803, De animalium exsanguineum respiratione, Hannover.

HEYMONS, R., 1899, Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten, in: Nova Acta Acad. Leop., Vol. 74, p. 349—456.

KIRKALDY, G. W., 1909, Calalogue of the Hemiptera (Heteroptera) with biological and anatomical references, lists of food plants and parasites etc. Prefaced by a discussion on nomencature, and an analytical table of families. Vol. I Cimicidae, Berlin (Referat, in: Zool. Ctrbl., 1910.)

Kuhlgatz, Th., 1909, Rhynchota, in: Brauer, Die Süßwasserfauna Deutschlands, Heft 7, p. 37—110, Jena.

Plateau, F., 1884, 1. Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des Insectes, in: Mém. Acad. Sc. Lettres Beaux-Arts Belgique, Vol. 45, p. 1—219.

—, 1890, 2. Les Myriopodes marins et la resistance des Arthropodes à respiration aérienne à la submersion, in: Journ. Anat. Physiol., p. 236—269.

Schiödte, 1870, On some new fundamental principles in the morphology and classification of Rhynchota, in: Ann. Mag. nat. Hist. (4), Vol. 6 [Translated from: Naturhist. Tidskr. (3), Vol. 6, 1869].

Schmidt-Schwedt, 1891, Kerfe und Kerflarven des süßen Wassers, besonders der stehenden Gewässer, in: Zacharias, Die Thier- und Pflanzenwelt des Süßwassers, Leipzig, Vol. 2, p. 111—113.

Verhoeff, 1893, Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente der weiblichen Hemiptera und Heteroptera, in: Verh. naturh. Ver. Rheinland-Westphalen (zugleich Diss. Bonn).

Ussing, Hj., 1910, Beiträge zur Biologie der Wasserwanze Aphelocheirus Montandoni Horvath, in: Internation. Rev. ges. Hydrobiol., Vol. 3, p. 115—121.

Erklärung der Abbildungen.

A Atemöffnung
Alc Analkonus
c Drüsenkanälchen
Cx_3 Coxa des 3. Beinpaares
d Drüsenkanälchen
D Darm
Fa Falte in der Hypodermis
Fl_1 Deckflügel
Fl_2 2. Flügel
G Gelenkpfanne
H_1 mesothoracaler Hohlraum
H_2 metathoracaler Hohlraum
$Pste_8a$ Parasternit des 8. Abdominalsegments
Pt Paratergit
Pt_2 und Pt_3 Paratergit des Meso- (2) und Metathorax (3)
Pt_8a und Pt_9a Paratergite des 8. und 9. Abdominalsegments
Rm Rückziehmuskel des Analconus
Sbp_2 und Sbp_3 mesothoracale (2) und metathoracale (3) Subcoxalplatte
Seg_8—Seg_{10} 8.—10. Abdominalsegment
St_1—St_{10} 1.—10. Stigma
Ste Sternit
Ste_2 Sternit des Mesothorax
Ste_1a, Ste_2a, Ste_7a und Ste_8a Sternite des 1., 2., 7. und 8. Abdominalsegments
T Tergit
T_2 und T_3 mesothoracales (2) und metathoracales (3) Tergit

Tafel 1.

Fig. 1a. Larve I von der Ventralseite gesehen. (42 : 1.)

Fig. 1b. Haar auf dem Trochanter des 2. Beinpaares (Larve I).

Fig. 1c. Haar auf der Coxa des 3. Beinpaares (Larve I).

Fig. 2a—d. Dorsalseite des Thorax von Larven. a Larve II. b Larve III. c Larve IV. d Larve V. (A, B, C vgl. S. 198.)

Fig. 3a—f. Schematische Querschnitte durch den Mesothorax in der Gegend des 2. Stigmas. a Larve I. b Larve II. c Larve III. d Larve IV. e Larve V. f Imago.

Fig. 4. Abdomenende einer Larve I mit normaler Atemöffnung. (180 : 1.)

Fig. 5. Schematischer Sagittalschnitt durch das Abdomenende einer Larve.

Fig. 6. Analconus von Larve IV im Querschnitt.

Fig. 7. Analconus einer Larve IV mit den Rückziehmuskeln von der Ventralseite gesehen.

Tafel 2.

Fig. 8a. Femur des 3. Beinpaares (c und d Drüsenkanäle, vgl. Fig. 14c und 14d).

Fig. 8b. Querschnitt durch das Femur (nur Chitinteile).

Fig. 8c und d. Drüsenkanäle des Femurs bei Fig. 8a in c und d.

Fig. 9. Lage des 3. Stigmas von der Ventralseite gesehen. a bei Larve III. b bei Larve V.

Fig. 10. Mesothorax, Metathorax und Anfangsteil des Abdomens bei Larve IV von der Ventralseite gesehen.

Fig. 11a—d. Schematischer Querschnitt durch das hintere Ende des Metathorax. a bei Larve I. b bei Larve IV. c bei Larve V. d bei der Imago.

Fig. 12a und b. Atemöffnung der Imago. a beim Weibchen. Das $+$ = Zeichen zwischen $Pste_8a$ Pt_8a soll bedeuten, daß beide Teile miteinander verwachsen sind (links ist das 7. Abdominalsegment fortgelassen). b beim Männchen.

Fig. 13. Seitenansicht des Thorax der Imago. (Vgl. S. 216.)

Fig. 14. Schematischer Querschnitt durch die Atemrinne einer Larve.

Fig. 15a und b. Abdomenende der Imago (Dorsalansicht). a Männchen. b Weibchen (rot der Flügelrand).

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Histologische Beiträge zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei den Araneiden.

Von

Ernst Oetcke.

(Aus dem Zoologischen Institut der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin.)

Mit Tafel 3 und 2 Abbildungen im Text.

Material und Methoden.

Gegenstand der vorliegenden Untersuchung ist vornehmlich *Tegenaria domestica.*

Sie wurde sowohl in den Sommer- wie in den Wintermonaten konserviert. Die überwinternden Tiere stammen aus Kellern, wo sie in ihrem Netz auf Beute lauerten, welche in Gestalt von Mücken nur spärlich vorhanden war. Die erbeuteten Spinnen wurden einzeln in zylindrische Gläser gebracht, in welchen sie meist in der folgenden Nacht ein Netz fertigstellten. Manche dagegen unterließen das Spinnen vollständig und ergriffen die ihnen später gereichte Nahrung im Laufen. Nachdem die Tiere in der Regel 8 Tage lang, vom Zeitpunkt des Fangens an gerechnet, ohne Speise gelassen waren, wurden sie mit je einer unserer gewöhnlichen Stubenfliegen gefüttert und sodann verschiedene Zeiten nach dem Beginn der Nahrungsaufnahme, bis zu 14 Tagen, konserviert.

Ich hoffte, so die verschiedenen Etappen des Verdauungsprozesses

nacheinander und gesondert zu erhalten. Doch erwies sich leider diese Hoffnung als trügerisch. Denn die Spinnen hatten von ihrer letzten Mahlzeit her, welche ja mindestens 8 Tage zurücklag, in den Epithelzellen der sogenannten Leber Nahrungsstoffe mehr oder minder reichlich aufgespeichert, so daß die verschiedenen Stadien der Verdauung durcheinander liefen. Am günstigsten erwiesen sich die im Januar und Februar gefangenen Tegenarien, da diese sich in den Wintermonaten nur kümmerlich hatten ernähren können.

Selbstverständlich wurden auch Spinnen untersucht, welche längere Zeit hindurch sich reichlichster Nahrung erfreut, und solche, die eine längere Hungerperiode ertragen hatten. Im ganzen erhielt ich etwa 50 verschiedene Stadien.

Ich habe eine Anzahl von Konservierungsmethoden versucht, ohne ein zufriedenstellendes Resultat zu erzielen; das Material wurde meist so spröde, daß es beim Schneiden zerbröckelte. Als Konservierungsflüssigkeit von hohem Wert erwies sich endlich folgendes Gemisch:

Alkohol 96 %	60 Vol.
Formalin 40 %	45 „
Eisessig	2 „

In diesem Gemisch, welches alle Organe gleichmäßig gut fixiert, wurden die chloroformierten und am Hinterleibsstiel durchschnittenen Spinnen 3—6 Stunden gelassen und alsdann in 93 % Alkohol ausgewaschen und aufbewahrt. Als Zwischenstufe zwischen Alkohol und Paraffin wurde Chloroform angewandt. Es wurden Quer- und Längsschnitte durch das Abdomen angefertigt; am günstigsten sind mediane Sagittalschnitte, weil man auf ihnen außer der „Leber“ auch den Darm in seinem ganzen Verlaufe trifft. Die Dicke der Schnitte beträgt 3—5 μ. Solch dünne Schnitte wurden nur erzielt, wenn vor Anfertigung eines jeden die Oberfläche des Paraffinblockes mit Mastixkollodium überzogen wurde.

Gefärbt wurden die Schnitte

1. nach van Gieson (Hämatoxylin nach Ehrlich, Pikrinsäure und Säurefuchsin),
2. mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain (ev. Nachfärbung mit Eosin in absolutem Alkohol) und
3. mit Krause's Triacid (Orange G, Rubin S und Methylengrün).

Die besten Resultate lieferte mir die zuerst angeführte Methode.

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Friedrich-Wil-

helms-Universität zu Berlin ausgeführt. Herrn Geheimen Regierungsrat Prof. Dr. F. E. Schulze sage ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes sowie für die Erlaubnis zur Benutzung der Instrumente und der Bibliothek meinen gehorsamsten Dank, desgleichen Herrn Prof. Dr. Deegener, dem ersten Assistenten, für das liebenswürdige Interesse, welches er meiner Arbeit entgegengebracht hat, und die freundliche Hilfe, welche er mir hat zuteil werden lassen.

Bekanntlich nehmen die Araneiden nur flüssige Nahrung zu sich; doch beschränken sie sich nicht darauf, ihrer Beute das Blut auszusaugen, sondern sie verflüssigen mittels der aus ihren Drüsen stammenden Secrete (nach Bertkau kommen hier die Speicheldrüsen in Betracht) auch deren feste Bestandteile. Es beginnt also bei den Spinnen die Verdauung der Nahrung, bevor diese in den Körper gelangt ist. Das außerhalb des Körpers verflüssigte Beuteobjekt gelangt schnell in die große Mitteldarmdrüse des Hinterleibes, die sogenannte Leber, deren durch die Nahrungseinfuhr verursachte Anschwellung besonders bei hungrigen Tieren auffällt und in welcher die weitere Verdauung vonstatten geht. Unter „Leber“ oder Mitteldarmdrüse versteht man jenes „System von Blindschläuchen, die miteinander und in letzter Instanz mit dem Darmkanal kommunizieren“. Es lassen sich „jederseits zwei Hauptstämme unterscheiden, als deren Verästelungen die meisten der übrigen Follikel anzusehen sind; der unter dem Darm gelegene Lappen enthält nur einen Hauptkanal“ (Bertkau). Diese Hauptstämme gehen bald hinter der Stelle ab, an welcher der Darm durch den Hinterleibsstiel in das Abdomen eingetreten ist. Fast der gesamte Hinterleib wird von der „Leber“, welche außer dem Darmschlauch die Geschlechts- und Spinndrüsen einhüllt, erfüllt. Die Follikel werden von einem entodermalen Epithel ausgekleidet und durch ein mesodermales Bindegewebe, in welchem die Malpighi'schen Gefäße verlaufen, zu einem einheitlichen Organ verknüpft.

Meine Arbeit wird nur auf die im Abdomen sich abspielenden morphologischen Prozesse eingehen und sich zunächst mit dem „Leber“epithel, welches das Hauptinteresse beansprucht, beschäftigen.

Das Epithel der Mitteldarmdrüse.

Historisches.

Die Mitteldarmdrüse der Spinnen ist von den verschiedensten Autoren behandelt worden. Bevor ich über meine eigenen Untersuchungen mit-

teile, sei mir gestattet, kurz anzuführen, was uns in diesem Zusammenhange aus den früheren Arbeiten interessiert. Die älteren Autoren übergehe ich an dieser Stelle und beginne mit Plateau. Dieser beschäftigt sich in einer prächtigen Abhandlung mit der Morphologie und besonders der Physiologie unserer Drüse und stellt fest, daß sie ein verdauendes Ferment produziert und damit dem Pancreas der Wirbeltiere näher zu stellen sei als der Leber. Nach ihm liefert Bertkau eine ausführliche Beschreibung der „Leber" in morphologischer und physiologischer Hinsicht. Was ihre Funktion anlangt, so weist er nach, daß ihr Epithel sowohl secretorisch wie resorbierend tätig ist und ihre Lumina als Aufbewahrungsort für die Nahrung, als Magen, dienen. Gleichzeitig mit Schimkewitsch beschreibt er aus dem Epithel zweierlei Arten von Zellen: große keulenförmige, der Tunica mit dem schmäleren Ende aufsitzende, welche allein das Lumen der Drüse begrenzen, und zwischen ihnen kleinere, eiförmige, mit dem breiteren Ende auf der Tunica stehende. Vor den Arbeiten der beiden zuletzt genannten Forscher war nur eine Zellart aus dem Epithel der Mitteldarmdrüse bekannt, und zwar die zuerst genannte.

Bernard gebührt das Verdienst, erkannt zu haben, daß der Inhalt der „Leber"zellen nicht Secrete, sondern aufgenommene Nahrungssubstanzen sind, welche innerhalb der Zellen verarbeitet werden. Die als Krystalle zurückbleibenden Excrete gelangen in die Drüsenlumina und von dort in den Darm und nach außen.

Zuletzt hat Berlese die Verdauung der Spinnen ausführlich behandelt. Da er sich ebenfalls mit den morphologischen Zellveränderungen während des Verdauungsprozesses beschäftigt hat, doch wohl ohne eine größere Zahl von Fütterungsstadien zu besitzen, und seine Resultate von den meinigen ganz erheblich abweichen, werden wir im Verlaufe der Arbeit häufig mit ihm zu tun haben. Berlese's Resultate seien hier in möglichster Kürze wiedergegeben. Bemerkt sei noch, daß ihm als Hauptuntersuchungsobjekt ebenfalls *Tegenaria* gedient hat, auf welche sich auch die Mehrzahl der Abbildungen bezieht.

Der Autor kommt zu dem Ergebnis, daß das Epithel der „Leber" nicht, wie Bertkau will, dimorph ist, sondern homomorph, daß die kleineren eitörmigen Zellen nur die Jugendstadien der größeren, keulenförmigen darstellen. Die kleineren Zellen nehmen die verflüssigte Nahrung auf und coagulieren sie zu Kugeln; diese sind in Wasser unlöslich und färben sich mit Eisenhämatoxylin nicht; ihre Eiweißnatur wird durch die üblichen Reaktionen festgestellt. Die in Rede stehenden Zellen bilden solcher Eiweißkugeln mehr und mehr und wachsen damit zu den keulenförmigen heran. Jetzt beginnt infolge der aus dem „überernährten Kern" heraustretenden „Enzyme" eine Peptonisierung der Albuminoide, welche deutlich zu verfolgen ist, da sich die Kugeln mit Eisenhämatoxylin sukzessive schwärzen. Gleichzeitig werden sie in Wasser löslich. Die Auflösung, Verdauung, innerhalb der Zellen geschieht durch in ihnen gebildete Fermenttröpfchen, welche speziell bei *Tegenaria* „kleiner sind, als man sich denken kann". Die Stoffwechselprodukte treten in Form von Krystallen und Uraten auf. „Leber"zellen, welche ihr Verdauungsgeschäft beendet haben und neben den Excreten auch die verdaute Nahrung ent-

halten, lösen sich vollständig von der Tunica los und fallen ins Lumen. Hier oder im vorderen Teile des abdominalen Darmschlauches werden noch die Kerne und das Protoplasma durch die in den Zellen befindlichen Fermente verdaut und das gesamte assimilierte Material von den Zellen des dem Colon der Milben entsprechenden Darmes resorbiert. Im hinteren Darmabschnitte sowie in der Cloake finden sich nur noch Urate, welche mit den aus den MALPIGHI'schen Gefäßen stammenden Guaninkrystallen nach außen gelangen.

Wir hätten es demnach bei den Spinnen mit einem komplizierten intracellulären Verdauungsvorgang zu tun: die außerhalb des Körpers verflüssigte Nahrung wird von den Epithelzellen der Mitteldarmdrüse resorbiert, in zunächst unlösliche Albuminoide, später lösliche Kugeln (Peptone) übergeführt und als solche kürzere oder längere Zeit gespeichert. Intracellulär werden die peptonisierten Nahrungskörper verdaut; die aufs neue in flüssigem Zustande befindliche Masse gelangt mitsamt den Zellen in den Darm, um nochmals resorbiert und erst dann an das Blut abgegeben zu werden.

Eigene Untersuchungen.

Betrachten wir der einfacheren Verhältnisse wegen zunächst einen Schnitt durch die Mitteldarmdrüse einer *Tegenaria*, welche im Januar im Keller erbeutet und sofort konserviert wurde, so bietet sich uns folgendes Bild: Auf einer zarten Tunica propria, in welcher an günstigen Stellen längliche Kerne wahrgenommen werden, sitzt ein einschichtiges, scheinbar aus zwei Zellarten bestehendes Epithel. Größere und kleinere Zellen, welche auf den ersten Blick auch infolge ihres Inhaltes zu unterscheiden sind, alternieren, und zwar so, daß die ersteren den letzteren 4—5mal an Zahl überlegen sind. Wir wollen vorläufig die größeren mit Zellen A, die kleineren mit Zellen B bezeichnen.

Die Zellen A (Fig. 1 *A*) stellen sich dar als hohe Zellen von meist ausgesprochen keulenförmiger Gestalt; sie sitzen mit dem verjüngten Ende der Tunica auf und grenzen sich voneinander durch eine deutliche Membran ab. Apical sind sie ein wenig gewölbt und springen in das Lumen vor. In der Regel erreichen nur diese Zellen das Drüsenlumen. Ihr meist vacuolenreiches Protoplasma läßt sich so gut wie gar nicht färben, bei starken Vergrößerungen erscheint es als ganz außerordentlich feine Granulation; von einem Zellgerüst ist nichts zu erkennen. In den meisten anderen Fällen weisen die Zellen dieses Typus viel mehr Vacuolen (*V*) auf, als in Fig. 1 gezeichnet worden sind. Der im Verhältnis zur Größe der ganzen Zelle nur kleine, ovale oder kugelrunde, nicht allzu chromatinreiche

Kern (*n*) (Durchmesser 7 μ) wird in allen möglichen Zellregionen angetroffen und ist sowohl in der Einzahl wie in der Mehrzahl (2—4) vorhanden. Die Chromatinkörner liegen in regelmäßigen Abständen voneinander der dünnen Kernmembran dicht an und einige wenige Körner in der zentralen Region. Ein in der Mitte des Kernes befindlicher rosarot gefärbter Nucleolus wird häufig beobachtet.[1]) Nur selten kommt den Zellen A dieser *Tegenaria* als Inhalt eine gelb gefärbte, größere oder kleinere Kugel (*NK*) zu, deren Bedeutung uns vorläufig noch unklar bleibt, sowie kleine, blaßblaue Tröpfchen (*f*), deren Wesen wir auch erst später erkennen können. Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin nehmen die geformten Bestandteile der Zelle eine tiefschwarze Farbe an.

Die Zellen B, von Bertkau zum ersten Male beschrieben, welche, wie vorhin erwähnt, an Zahl und Größe geringer sind, zeigen auf Schnitten meistens eine elliptische Form und stehen mit dem breiteren Ende auf der Tunica (Fig. 1 *B*). Gewöhnlich nehmen diese Zellen nicht teil an der Begrenzung des Drüsenlumens, sondern die Zellen vom Typus A greifen über sie hinweg. Bedeutsamere Unterschiede zwischen beiden Zellarten liegen in der Beschaffenheit des Plasmas und Kernes. Ersteres fällt sofort dadurch auf, daß es sich immer mit Hämatoxylin färbt; es erscheint hier von blasser Rotweinfarbe. Wir werden später sehen, daß das Plasma eine viel intensivere Farbe annehmen kann. Irgendeine Struktur mit Sicherheit festzustellen, war mir nicht möglich. Oft schien mir das Hämatoxylin an feinsten Granula zu haften, und oft glaubte ich, eine faserige Struktur annehmen zu können. Ausgezeichnet ist das Plasma durch eine größere Zahl von Vacuolen, in deren jeder eine homogene Kugel (*F*) von intensiv gelber Farbe liegt (Durchmesser ca. 12 μ). In ein und derselben Zelle sind sie annähernd von gleicher Größe.

Clara Hamburger beschreibt in einer Arbeit zur Entwicklungsgeschichte der *Argyroneta aquatica* diese Gebilde als „runde Körper, deren Zentrum sich mit Säurefuchsin färbt, während der peripherische Teil stark lichtbrechend ist“. Ich glaube, daß sich diese Beschreibung decken wird mit einer, welche ich später von den fraglichen Kugeln während einer Phase ihrer Weiterentwicklung zu geben haben werde. Jedenfalls ist sicher, daß bei *Tegenaria* diese durch Pikrinsäure gelben Kugeln zu gewissen Zeiten, dann nämlich,

[1]) Wo nicht anders bemerkt, bezieht sich die Färbung immer auf die nach van Gieson.

wenn ihre Bildung beendet und ihre Umbildung noch nicht begonnen hat, völlig homogen sind. Eisenhämatoxylin färbt sie schwarz. Ich setze hierher, was Bertkau über ihre chemischen Eigenschaften ermittelt hat: „Mit Überosmiumsäure bräunen sie sich, aber nicht rascher als die Bestandteile der anderen Zellen. In Äther und Alkohol sind sie unlöslich, in Glycerin und Wasser zerfallen sie sehr rasch.“ Der große, sphärische, stets in der Einzahl vorhandene Kern (*N*) ist durch den oben beschriebenen Inhalt an die Zellwand gedrückt. Wenn er hier und da von seiner normalen Gestalt abweicht oder vergebens gesucht wird, ist dies ebenfalls auf Rechnung der gelben Kugeln zu setzen. Sein Durchmesser hat eine Länge von 10 μ. Immer ist der Kern mit einem Hof versehen. Die zahlreichen Chromatinkörner erfüllen ihn in regelmäßiger Anordnung, der größere Teil liegt in derselben Weise der Membran an, wie wir es schon von den Kernen der Zellen A her kennen. In der Mehrzahl der Fälle liegt ein großer Nucleolus von hellroter Farbe im Zentrum des Kernes. Die Lumina der Mitteldarmdrüse sind fast leer.

Wir haben damit die Epithelzellen der „Leber“ einer Spinne beschrieben, welche, wie wir aus dem Folgenden entnehmen werden, einige Zeit ohne Nahrung zugebracht hat.

Als nächstes Objekt untersuchen wir eine *Tegenaria domestica*, welche ebenfalls im Januar gefangen, mit einer Fliege gefüttert und $1^1/_2$ Stunden nach Beginn der Nahrungsaufnahme konserviert wurde.

Die Zellen A wie die Zellen B haben ihr Aussehen geändert. Es empfiehlt sich, da die Entwicklungszyklen beider verschieden lange dauern und die Darstellung an Einfachheit gewinnen wird, sie getrennt zu behandeln und mit den Zellen B zu beginnen. In diesen findet eine Umbildung der gelben Kugeln (*F*) statt. Zwar war schon bei vereinzelten Zellen des zuerst beschriebenen Stadiums eine Veränderung zu bemerken; aber jetzt ist sie allgemein geworden und soll daher hier beschrieben werden: die gelben Körper (*F*) haben zunächst nur an einzelnen Stellen ihre Affinität zu den Farbstoffen gewechselt, indem sie an der Peripherie sowie in der mittleren Region blaue Flecke und Striche erhalten haben (Fig. 2 *F*). Die Bläuung geht von der äußeren Partie aus und schreitet ins Innere fort. Ich bin nun der Überzeugung, daß Clara Hamburger derartige Stadien vor sich gehabt hat, als sie den Satz über den Befund der Zellen B niederschrieb. Auch Bertkau, welcher die Spinnen untersuchte zu

einer Zeit, wo sie reichlich Nahrung zu sich genommen hatten, muß bereits umgewandelte Kugeln vor sich gehabt haben. Er schreibt von ihnen: „deren meiste ganz homogen sind", „nur hie und da hat die eine, seltener mehrere, einen fein granulierten Inhalt. Mit Hämatoxylin färben sie sich blau, und zwar intensiver als ein anderes Element, mit Ausnahme der Kerne des Bindegewebes".

Tegenarien, welche $1^1/_2$—4 Stunden nach Beginn der Fütterung konserviert wurden, zeigen uns, wie die ursprünglich gelben Kugeln nach und nach ganz blau und auch bedeutend kleiner werden. Die Zelle enthält zuletzt kuglige, intensiv blaue Körper, deren Durchmesser nur noch etwa $^1/_4$ von dem der gelben beträgt. Gleichzeitig ist auch die ganze Zelle kleiner geworden (Fig. 3 *F'*). Eine große Zahl von blauen Tröpfchen hat die Mutterzelle verlassen und findet sich in den benachbarten Zellen A (Fig. 3 *f*). Ihr Schicksal wird nachher mit jenen Zellen behandelt werden. Einen bestimmten Weg halten die Tröpfchen bei ihrem Auswandern nicht inne, sie vermögen vielmehr an jeder beliebigen Stelle durch die Zellmembran zu gehen; die Grenzen gegen die anderen Zellen sind viel undeutlicher geworden. Bei den chemischen Veränderungen, welche offenbar doch die Kugeln (*F*) erlitten haben, da sie aus acidophilen zu basophilen werden, habe ich keine Beteiligung des Kernes wahrnehmen können. Nach einiger Zeit haben die blauen Tröpfchen sämtlich die Zelle B verlassen, und diese erscheint so klein, daß ihr unveränderter Kern knapp in ihr Platz hat. Das Plasma färbt sich jetzt stärker als je zuvor.

Der nächste Abschnitt im Lebenslauf dieser Zelle wird charakterisiert durch die Bildung von neuen gelben Kugeln und beginnt mit einer Vergrößerung der Zelle. Zunächst entstehen in dem dichten tiefroten Plasma einer solchen Zelle Vacuolen (Fig. 4). Diese sind anfangs nur winzig und zeigen im Innern eine durch Hämatoxylin schwach rötlich gefärbte Masse. Die Vacuolen werden größer, ihr Inhalt verliert die rötliche Färbung und wird gelb (Fig. 5). Wir haben schließlich die Zelle wieder in derselben Form vor Augen, wie wir sie zuerst kennen gelernt haben (Fig. 1 *B*).

Somit läßt sich das Leben dieser Zellart in zwei scharf voneinander getrennte Perioden zerlegen. Die Aufgabe der ersten besteht in der Bildung der gelben Kugeln und ist, wenn diese geschehen, beendet, und die der zweiten in deren Umbildung in blaue Tröpfchen. Der Anstoß zu dieser letzten Tätigkeit wird durch den Beginn der Nahrungsaufnahme gegeben, was ich immer habe fest-

stellen können. Bei Spinnen, die ich längere Zeit hindurch täglich stark fütterte, werden die Zellen B in allen möglichen Phasen angetroffen. Dagegen wenn die Tiere hungern, tritt an den gelben Kugeln die beschriebene Veränderung so gut wie nicht ein. Ich habe Tegenarien bis zu 3 und *Epeira diadematica* bis zu 7 Wochen ohne Futter gelassen und die Zellen B in dem zuerst mitgeteilten Zustand gefunden (Fig. 1), ebenso bei einer *Tegenaria*, welche in der Gefangenschaft Hungers starb und höchstens eine halbe Stunde nach erfolgtem Tode konserviert wurde. Auf diesen Befund mache ich besonders aufmerksam, weil Berlese bei Tegenarien, welche einige Zeit der Nahrung entbehrt hatten, unsere Zelle A nur sehr selten bemerkt (Si vedono rasissime le piccole, con grosso nucleo) und in einer Figur, welche einen Schnitt durch ein größeres Stück der „Leber" einer *Tegenaria*, die nach 20tägigem Hungern einging, darstellt, gar nicht gezeichnet hat.

Unter keinen Umständen enthalten diese Zellen jemals andere Bestandteile als die, von welchen im Vorigen die Rede war.

Wir haben uns jetzt mit den Zellen A zu beschäftigen und nachzutragen, wie sie sich inzwischen verhalten haben. Die Lumina der Drüsendivertikel jener *Tegenaria*, welche $1^1/_2$ Stunden nach dem Beginn der Nahrungsaufnahme getötet wurde, sind mit unverdauter Nahrung erfüllt. Diese erscheint als schwach rote, sehr feine, infolge der Konservierung geronnene Flüssigkeit, in welcher durchaus keine gröberen Bestandteile wie etwa Chitin gefunden werden. Die Zellen A liegen der Speisemasse dicht an und wölben sich in sie hinein. Ihr apicaler Teil, oft auch schon die Zelle in ihrer ganzen Ausdehnung, ist von derselben erfüllt (Fig. 2 *A*). Meistens haben sich dann (oder ob infolge der Fixierung?) die Zellen von dem Speisebrei zurückgezogen, was leicht daran festzustellen ist, daß dessen dem Epithel zugewandte Flächen die Konturen der freien Zellenden nachzeichnen. Die Nahrungsmasse weist innerhalb und außerhalb der Zellen die gleiche Beschaffenheit in Form und Farbe auf. Weder sind auf der Oberfläche der Zelle Öffnungen vorhanden, durch welche sie ins Innere hätte gelangen können, noch sind zu diesem Zweck von der Zelle Pseudopodien ausgebildet worden, sondern man ist zu der Annahme gezwungen, daß die flüssige Nahrung mittels Osmose durch die Membran hindurch diffundiert ist. Innerhalb der Vacuolen, welche die Zellen durchsetzen, verdichtet sich die aufgenommene Substanz, wodurch eine kräftigere, sich von der Umgebung abhebende Färbung zustande kommt, und gewinnt Kugelform (Fig. 2, *nk*). Der-

artige Gebilde kann die Zelle reichlich aufnehmen, doch wird auch beobachtet, daß nur einige wenige, dafür aber besonders umfangreiche gebildet werden. Noch während die Zellen Material aufnehmen, finden an den bereits gebildeten Kugeln chemische Veränderungen statt, deren Wirkungen auch hier an dem Wechsel des färberischen Verhaltens deutlich werden: sie werden gelb und homogen (Fig. 3 *NK*). Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin läßt sich die Umbildung der Kugeln besonders schön verfolgen. Nämlich die Nahrungsmasse, die im Drüsenlumen liegt, sowie die frisch in die Epithelzellen aufgenommene nimmt überhaupt keine Farbe an. Wenn die Kugeln älter werden, treten in ihnen schwarze Pünktchen und Striche auf; in diesem Zustande haben viele große Ähnlichkeit mit Kernen. Die schwarzen Flecke mehren und verdichten sich, und der Prozeß geht so weit, daß die Kugeln vollkommen und intensiv schwarz werden. In Fig. 6 habe ich den beschriebenen Vorgang an einzelnen Kugeln gezeichnet.

In solcher Form von gelben resp. schwarzen Körpern wird die Nahrung längere oder kürzere Zeit gespeichert. Ihre Größe schwankt (Durchm. bis zu 20 μ), in ein und derselben Zelle finden sich größere und kleinere. Auch dann, wenn die Zellen von der letzten Mahlzeit her noch reichlich Nahrungskugeln im Innern enthalten, wird die verflüssigte Beute der Spinnen in der bekannten Weise gehäuft. Wir wissen jetzt auch, daß die gelben Kugeln, welche uns in den Zellen A bei Beschreibung des ersten Stadiums (Fig. 1 *A*, *NK*) auffielen, solche Nahrungskugeln sind. Gewöhnlich füllen diese die Vacuolen ganz aus, so daß von diesen nichts mehr zu sehen ist. Doch nicht immer besetzen die Nahrungskugeln die ganze Zelle, sondern oft bleibt der basale Teil frei, und der apicale und zentrale grenzen sich scharf von ihm ab (Fig. 7). Die Geschichte der Nahrungskugeln läßt sich noch einen Schritt weiter verfolgen. Jedoch bevor wir diesen machen, haben wir der aus den Zellen B stammenden blauen Tröpfchen zu gedenken (*f*) von denen ich bereits früher mitteilte, daß sie in die Zellen A eingewandert sind. Ihre intensive blaue Farbe haben sie zumeist schon eingebüßt; dieser Vorgang spielt sich sowohl in den Zellen A wie auch in den Zellen B ab und wird begleitet von einer nochmaligen Verkleinerung der Tröpfchen. Infolgedessen ist die Zelle A (Fig. 3) von ihnen erfüllt in allen möglichen Größen, darunter kaum wahrnehmbare Pünktchen, und das zu einer Zeit, wo sowohl die Nahrungskugeln soeben aufgenommen als auch schon in feste Form, in die gelben,

übergeführt worden sind. Die Art und Weise der Abnahme ihrer Färbungsmöglichkeit ist gut zu erkennen. Sie beginnt an der peripherischen Zone, so daß die Tröpfchen geschichtet erscheinen, da das Zentrum noch tiefblau tingiert ist. Mit der Zeit büßt die Mittelpartie an Intensität der Farbe mehr und mehr ein, und das ganze Tröpfchen ist nur blaßbläulich.

Da in manchen Fällen sich die Zellen A zwischen den Nahrungskugeln gleichmäßig mehr oder minder schwach mit Hämatoxylin blau färben, sind, so will mir scheinen, die einzelnen Tröpfchen zusammengeflossen; zu einer direkten Beobachtung ist es hierbei jedoch nicht gekommen. Festzustellen war dagegen oft, daß eine Anzahl der blauen Tröpfchen in die Drüsenlumina gelangt, aber nicht nach außen entleert wird, da weder in der Cloake noch im Enddarm von solchen eine Spur zu erblicken ist. Höchstwahrscheinlich ist die Fixierung für die Gestalt, in welcher uns die blauen Tröpfchen in den Präparaten erscheinen, mehr oder weniger verantwortlich.

Hiermit verlassen wir diese Tröpfchen und wenden unsere Aufmerksamkeit wieder den gelben Kugeln (*NK*) zu. Ein Teil von ihnen zeigt sich in einem neuen Stadium, auf welches ich oben bereits hinwies. Es treten nämlich in ihnen kleine rötliche Punkte auf, welche den Kugeln das Aussehen von chromatinreichen Kernen geben (Fig. 9). Zu beachten ist, daß nur an den gelb gewordenen Nahrungskugeln diese Erscheinung zu beobachten ist, welche bei Färbung mit Eisenhämatoxylin verloren geht, wie übrigens auch die Umwandlung des Inhaltes der Zellen B.

In seiner Arbeit über die Verdauung der Milben deutet Berlese die Pünktchen als Fermente, welche die gespeicherte Nahrung auflösen, verdauen. Bei *Tegenaria* seien sie von außerordentlicher Kleinheit. Diese Auffasssung ist ja möglich, doch hat es für mich größere Wahrscheinlichkeit, daß es sich in ihnen um Endprodukte des Stoffwechsels handelt. Beweisen kann ich diese Vermutung leider nicht; denn die Weiterentwicklung der Pünktchen habe ich nicht beobachten können.

Bis hierhin läßt sich das Schicksal der Nahrungsmasse lückenlos verfolgen. Bei wohlgenährten Spinnen treffen wir in den Leberzellen A alle uns bekannt gewordenen Stadien der Nahrungsstoffe, außerdem noch die Excrete.

Auf diese habe ich jetzt einzugehen. Ihre Bildung ist nicht zu verfolgen, ich muß mich daher darauf beschränken anzugeben, wie sie sich präsentieren und nach außen gelangen. Daß sie innerhalb

der Zellen A entstehen, ist ohne allen Zweifel, nie kommen sie in den Zellen B vor.

Fast zu allen Zeiten sind die Zellen A mehr oder weniger voll von kleinen, stark lichtbrechenden hyalinen Krystallen, deren meiste tafel- oder säulenförmig erscheinen (Fig. 8 *Kr*). Es ist schwer, sie zu beschreiben, ich bitte deshalb, sich aus der Zeichnung eine Vorstellung von ihrer Form machen zu wollen. Woraus diese Krystalle bestehen, ist nicht sichergestellt; Harnsäurekrystalle werden unter ihnen vermutet.

Bernard berichtet, daß die Krystalle am freien Ende der Zelle sich ansammeln und abgestoßen werden.

Ich muß gestehen, diesen Vorgang niemals einwandsfrei festgestellt haben zu können, obwohl ich, wenn auch in ganz seltenen Fällen, das Lumen der Drüse von ihnen besetzt fand. Niemals haben meine Objekte Bilder ergeben, die der fig. 16 Berlese's auch nur im entferntesten glichen. Dort zeigt er, wie sich die mit derartigen Excreten beladenen Zellen mit Kern und verdauter Nahrung von der Tunica loslösen und im Drüsenlumen liegen. Die *Tegenaria*, von welcher diese Epithelzellen stammen, hat 20 Tage gehungert. Was besonders auffällig ist, ist der Umstand, daß Berlese niemals die Krystalle in der Cloake gefunden hat, wo sie doch in großer Zahl vorhanden sein müßten. Im Gegensatz zu ihm finde ich in den Excrementen innerhalb der Cloake der Spinnen die fraglichen Krystalle vor, ja in einem Falle werden sie nur von diesen gebildet.

In der Epithelzelle A der „Leber" kommen sie nur dann vor, wenn die Tiere verdauend tätig sind; sie fehlen dagegen bei solchen, welche längere Zeit gehungert haben. Bei jenen Tegenarien, welche im Winter im Keller erbeutet wurden, treten sie erst dann auf, wenn sich die gelben Kugeln in den Zellen A gebildet haben.

Das gleiche gilt von den übrigen Stoffwechselprodukten.

Besonders bei Spinnen mit lebhafter Verdauungstätigkeit läßt sich an den Epithelzellen A am apicalen Ende eine von der übrigen Zelle scharf abgesetzte Zone unterscheiden, welche durch ihren Reichtum an dicht beieinanderliegenden Excreten auffällt (Fig. 9). In der Regel haben diese Urate (*U*) eine braune bis schmutzigrote Eigenfarbe und annähernd kugelförmige Gestalt. Diese Gebilde verursachen die braune oder rote Färbung der „Leber" von wohlgenährten Spinnen. Daß diese Produkte in den aufgenommenen Nahrungskugeln entstehen, habe ich besonders an ungefärbten Schnitten konstatieren können. In jeder beliebigen Zellgegend er-

halten in solchen Fällen die Kugeln, und zwar nur die durch Pikrinsäure gelb tingierbaren, im Zentrum einen rötlichen Fleck, welcher sich nach und nach vergrößert, bis eben die Kugel ganz gefärbt ist. Dabei muß auch eine Verkleinerung derselben eintreten, denn die resultierende gefärbte Kugel hat nicht die Größe der ursprünglich farblosen; man findet auch alle Übergänge. Am freien Zellrande häufen sich diese Stoffwechselprodukte nebst anderen gleich zu besprechenden und werden samt einem Teile der Zelle abgestoßen. Bei diesem Vorgange kann auch ein Zellkern zugrunde gehen, welcher dann meistens Spuren der Degeneration aufweist. Im Lumen der Mitteldarmdrüse finden sich derartige Brocken einzeln oder schon mit anderen zu größeren Massen vereinigt; durch den Darm gelangen sie in die Cloake.

Daß es sich bei diesem Abschnürungsprozeß um eine ganze Zelle handelt, welche etwa durch eine nachwachsende aus ihrem Verbande losgelöst wird, ist nach meinen Beobachtungen ausgeschlossen; stets wird nur der apicale Zellteil betroffen.

Dieselbe Ansicht vertritt schon Bertkau: „Andererseits schnürt sich auch manchmal das stark pigmentierte und kleine Granula enthaltende Endstück der Zelle ab; solche Stücke findet man unter dem Inhalt der Blindschläuche, und sie machen den Hauptbestandteil der in dem Darm befindlichen Excremente aus."

Henking berichtet von *Trombidium fuliginosum* dasselbe.

Nach kurzer Hungerperiode bei *Epeira*, nach langer bei *Scorpio* beobachtete Berlese in den „Leber"zellen Körper, welche als Urate anzusprechen sind und als kleinere oder größere Kugeln mit konzentrischer Schichtung beschrieben werden. Bei *Tegenaria* sehe ich ebenfalls solche Gebilde, welche ich mit jenen identifizieren möchte; doch kommen sie hier auch bei gutgenährten Exemplaren vor (Fig. 7 u. 9 *Sph*). Sie sind unfärbbar, von schwach gelblicher Eigenfarbe, überall in der Zelle zerstreut und gelangen mit den pigmentierten Kugeln bei der Abschnürung des apicalen Zellteiles in die Drüsenlumina.

Daß sich Guanin in der Form, wie wir es in der Cloake treffen werden, als ganz winzige ungefärbte Kügelchen, innerhalb der Leberzellen findet und, wie Berlese berichtet, bei *Scorpio* in die Drüsenlumina in solcher Menge austritt, daß die Membran gleichsam perforiert erscheint, ist bei *Tegenaria* nicht der Fall.

Die Zellen A aus der „Leber" der wohlgenährten Spinnen können alle beschriebenen Körper, von der noch ungeformten Nahrungsmasse

bis zu den Excreten, gleichzeitig enthalten. Meistens sind die Zellgrenzen dann sehr undeutlich, selbst gegen das Lumen hin. Auch wenn die Zellen bereits Nahrungskugeln gespeichert haben und mit deren Verdauung beschäftigt sind, wird doch gegebenenfalls neue Speise aufgenommen, was am besten an den mit Eisenhämatoxylin behandelten Präparaten gesehen wird.

Ein ganz anderes Bild gewähren dagegen Tiere, welche längere Zeit ohne Nahrung gelebt haben (Fig. 10). Zunächst sind die Zellen A schlanker und länger geworden. Das Plasma tingiert sich mit Hämatoxylin rötlich und der Kern intensiver als je. Niemals ist sonst eine solche Färbung der Zellen A aufgetreten. Der gesamte Gehalt an Nahrungskugeln ist geschwunden, desgleichen alle Krystalle; vorkommen von uns Bekanntem allein in geringerer oder größerer Masse ganz kleine sepiafarbene Urate (*U*), welche an jeder Stelle der Zelle anzutreffen sind; oft auch ist eine größere Vacuole (*V*) mit ihnen erfüllt. Im Lumen der Mitteldarmdrüse sind sie ebenfalls häufig und gewöhnlich in einem abgelösten sphärisch gewordenen Teil der Zelle, welcher auch einen Kern enthalten kann, eingebettet. Darm und Cloake besitzen in reichlicher Menge dieselben Urate.

Besonders wird unsere Aufmerksamkeit in Anspruch genommen von Körpern, welche uns bisher noch nicht begegnet sind und deren Vorhandensein für Hungerzellen charakteristisch ist. Innerhalb der Zellen nämlich, am meisten im Kern (Fig. 10a), sind grünliche Kugeln (*G*) von etwa 4—6 μ Durchmesser zu finden, in deren mittlerer Region zumeist einige helle Pünktchen erscheinen. Diese Gebilde bestehen aus Guanin (Berlese). Es scheint, als ob sie innerhalb der Kerne entstehen; infolge ihrer Größe treiben sie häufig diese ein wenig auf.

Faussek glaubt annehmen zu dürfen, daß aus den Chromatinkörnchen degenerierter Kerne Guaninkrystalle entstehen, wenigstens hat er alle Übergänge gefunden. Hier dürfte das wohl kaum der Fall sein, da der Kern, welcher einen solchen grünen Körper enthält, im Besitz der Chromatinchondren ist.

Geschlechtsreife Spinnen, welche im Sommer lange Zeit hungerten (besonders ist es mir bei *Epeira* aufgefallen), haben ihre „Leber“ ungemein reduziert, sicherlich zugunsten der Eier und Spermatozoen. Bei einem *Epeira*-Weibchen, welches $1^1/_2$ Monate kein Futter erhalten hatte, war der Verlauf des Darmes infolge weitgehendster Reduktion der „Leber“ überhaupt nicht mehr festzustellen.

Zusammenfassung und Erweiterung der bisherigen Ergebnisse.

Im Folgenden will ich zunächst unsere bisher an den Epithelzellen der „Leber" gewonnenen Resultate zusammenfassend darstellen.

Eine Spinne, welche längere Zeit gehungert hat, weist im Epithel ihrer abdominalen Mitteldarmdrüse zweierlei Zellen auf, große keulenförmige ohne geformten Inhalt und kleinere elliptische, die durch ihr rotes Plasma (Hämatoxylin), ihren großen Kern und ihre in Vacuolen liegenden acidophilen (Pikrinsäure) Kugeln imponieren.

Wenn solche Spinnen gefüttert werden, gelangt die durch Secrete der Speicheldrüse verflüssigte, vorverdaute Beute schnell in die Mitteldarmdrüse. Die großen keulenförmigen Zellen A beginnen die Nahrungsflüssigkeit zu resorbieren, welche sich in den Vacuolen ansammelt und zu Kugeln verdichtet, womit eine chemische Umwandlung verbunden ist, welche durch den Wechsel der Farbstoffaffinitäten bewiesen wird. In derartige Nahrungskugeln wird die Nahrung überführt, ehe sie innerhalb der Zellen verdaut wird, und in solcher Form aufgespeichert.

Inzwischen haben die anderen Zellen (B) ihren Inhalt umgebildet. Die Umwandlung ist sukzessive zu verfolgen und gibt sich daran zu erkennen, daß die Kugeln ihre Beziehungen zu den Farbstoffen ändern: sie werden aus acidophilen zu basophilen und außerdem in ihrer Größe sehr reduziert. Die so umgeformten, jetzt basophilen Tröpfchen treten aus ihrer Mutterzelle heraus und ergießen sich in die benachbarten resorbierenden Zellen und auch, doch zu geringerem Teile, in das Drüsenlumen. An diesen Prozessen finden wir die Kerne beider Zellarten in keiner Weise beteiligt. Während sich in der Folgezeit die ihres Inhaltes verlustig gegangenen Zellen, welche außerordentlich an Größe eingebüßt haben, an die Bildung neuer acidophiler Kugeln machen, wobei die Zellen wieder an Größe gewinnen und der geschilderte Zyklus sich bei guter Ernährung mehrere Male hintereinender abspielt, werden innerhalb der großen keulenförmigen Zellen die gespeicherten Nahrungskugeln verdaut und die Excrete gebildet. Diese treten auf in Form von ihrer Natur nach unbekannten Krystallen und in Uraten. Diese Excrete sammeln sich am apicalen Teil der Zelle an, welcher sich abschnürt und ins Lumen gelangt.

Mit dem resorbierten Nahrungsmaterial gehen die Spinnen

eventuell sehr sparsam um. So zeigt eine *Tegenaria*, welche nach achttägiger Hungerzeit in der Gefangenschaft mit einer Fliege gefüttert worden war und dann abermals 14 Tage ohne Futter gelebt hatte, nach dieser Zeit die großen resorbierenden Zellen noch mit Nahrungskugeln, wenn auch nicht reichlich, besetzt. Was an diesen die Spinne vor ihrer Gefangennahme in ihrer „Leber" gehäuft hatte, läßt sich natürlich nicht sagen; aber trotzdem kann man behaupten, daß die Arachniden mit ihrer Speise haushälterisch umgehen.

Nach längerem Hungern lassen sich in den großen keulenförmigen Zellen alle geformten Bestandteile vermissen, wohingegen die kleineren, elliptischen ihr zuerst beschriebenes Aussehen haben (Fig. 1).

Nachdem wir uns somit Klarheit verschafft haben über das Verhalten des „Leber"epithels während der Nahrungsaufnahme und Verdauung, können wir entscheiden, ob es homomorph (Berlese) ist oder dimorph. Wir haben konstatiert, daß in morphologischer Hinsicht die von uns mit A und B bezeichneten Zellen sich in jeder Phase ihres Lebens gut und mühelos voneinander unterscheiden lassen: Immer zeichnen sich die Zellen B vor den anderen aus durch die Größe ihres Kernes, durch die Färbbarkeit ihres Plasmas und durch das Verhalten ihres Inhaltes. Niemals war zu bemerken, daß die Zellen B heranwachsen zu den Zellen A, dagegen stets, daß jene, wenn ihre Vacuolen mit acidophilen Kugeln gefüllt sind, sie diese in basophile verwandeln, sich derselben entledigen und an Größe abnehmen, kurz, daß beide Zellarten nichts miteinander zu tun haben. Und mit Rücksicht auf ihre Funktion wurde festgestellt, daß die großen Zellen (A) resorbierend, verdauend und excretorisch tätig sind, während die kleinen Zellen (B) an diesen Prozessen keinen Teil haben. Somit müssen wir das Epithel der Mitteldarmdrüse der Arachniden als dimorph bezeichnen und gegen die Ansicht Berlese's Einspruch erheben. In den großen Zellen (A) findet intracellulär die eigentliche Verdauung statt; wir wollen sie von jetzt ab Nährzellen nennen.

Daß die Spinnen überhaupt intracellulär verdauen, konnte nach den Arbeiten Bernard's und Berlese's nicht mehr bezweifelt werden. Allerdings spielt sich die Verdauung insofern nicht vollständig intracellulär ab, als bereits außerhalb des Körpers die Nahrung vorverdaut wird. Auf die Bedeutung der anderen Zellen (B) komme ich nachher zurück. Vorher möchte ich nochmals auf die Arbeit Berlese's eingehen.

Nach ihm sind, wie wir schon wissen, die kleinen Zellen B, deren Plasma sich so intensiv färbt und die nur den Kern enthalten, junge Zellen, welche dadurch, daß sie das in der Nahrungsmasse enthaltene Eiweiß resorbieren, ihren Kern „überernähren“ und heranwachsen. Das Eiweiß liegt zunächst in feinsten Pünktchen dicht beieinander, besonders dicht in der Nachbarschaft des Kernes, und wird alsdann zu Kugeln coaguliert. Wenn die Zelle von solchen gefüllt ist, wandern aus dem „überernährten“ Kern Chromatinkörner aus, verteilen sich überall in der Zelle und bewirken als „Enzyme“ eine Peptonisierung der Eiweißkugeln. Die nunmehr peptonisierten Kugeln färben sich mit Eisenhämatoxylin; der Übergang ist gut zu verfolgen, da sich die Schwärzung nacheinander vollzieht (Fig. 6). Die Zelle hat jetzt ihre definitive Größe erreicht und ist dieselbe wie unsere Zelle A. Der Kern ist natürlich bedeutend kleiner geworden, da er ja viel Chromatin eingebüßt hat.

Diese Auffassung Berlese's steht zu der meinigen im schärfsten Gegensatz, und ich weiß nicht, wie Berlese zu seinem Resultat gelangen konnte. Ich wiederhole, daß von einem Übergang der einen Zelle in die andere keine Rede sein kann und daß beide Zellarten der „Leber“ stets leicht voneinander durch die Beschaffenheit ihres Plasmas und Kernes zu unterscheiden sind. Es ist auch nicht zu begreifen, wie eigentlich die „jungen“ Zellen, welche das Drüsenlumen gar nicht erreichen und denen auch durch Auseinandertreten der benachbarten Nährzellen die Nahrungsflüssigkeit nicht zugeleitet wird, diese aus dem Drüsenlumen resorbieren sollen. Oder will man gar annehmen, daß die „älteren“ Zellen (A) für die „jungen“ (B) resorbieren und ihnen die Nahrung zuführen? Das Rätsel löst sich vielmehr so, daß Berlese beide Zellarten durcheinander geworfen hat.

In dem jetzt erscheinenden Handbuch der vergleichenden Physiologie von Winterstein weist Biedermann darauf hin, wie unwahrscheinlich der von Berlese mitgeteilte Vorgang des Enzymaustrittes aus den „überernährten“ Kernen in Form von Chromatinchondren sei. Ich habe meine größte Aufmerksamkeit darauf verwandt, dieselbe Erscheinung wahrzunehmen, doch ist es mir nicht gelungen. Niemals habe ich an dem Kern eine Veränderung gesehen, seine Größe bleibt in allen Stadien der Zellen dieselbe.

Nach Berlese sollen sich, wie im historischen Teil meiner Arbeit bereits auseinandergesetzt, diejenigen Zellen, welche die Verdauung hinter sich haben und mit Excreten und der verflüssigten

Nahrung gefüllt sind, von der Tunica ablösen, und hauptsächlich im Darmschlauch soll die Nahrung nochmals resorbiert werden. Biedermann empfiehlt auch dies dringend zur Nachprüfung, und ich muß wieder hervorheben, daß mir eine derartige Beobachtung nicht vergönnt gewesen ist. Man sollte meinen, daß bei Spinnen, welche sich üppigster Ernährung erfreut haben, dieser Vorgang häufig zu beobachten sei, doch ich habe nur gesehen, daß sich Zellteile mitsamt den Excreten loslösten. Ja, bei einer *Tegenaria* sind in den Nährzellen außer Excreten (Krystallen) nur noch frisch gebildete Nahrungskugeln, woraus hervorgeht, daß die excretgefüllte Zelle von neuem resorbiert hat. Die betreffende Spinne ist, nachdem sie nach längerer Hungerperiode $1^1/_4$ Stunde gefressen hatte, konserviert worden. Hätte Berlese recht, so müßte ein solches Verhalten der Epithelzellen unmöglich sein. Es bleibt mir jetzt noch übrig, über das Wesen der Zellen B einige Worte zu sagen.

Was für eine Aufgabe haben sie zu erfüllen?

Bertkau macht in seiner ersten Arbeit auf die morphologische Übereinstimmung der Spinnenleber einerseits und der der Crustaceen und Gastropoden andrerseits aufmerksam und vergleicht „die kleinen, die hellen Kugeln enthaltenden den ‚Fermentzellen', die größeren den ‚Leberzellen' der Crustaceen und Gastropoden". Doch ob sie hinsichtlich ihrer Funktion gleichartig seien, konnte er nicht entscheiden. In seiner Abhandlung vom folgenden Jahre kommt er zu dem Resultat, daß der Inhalt der elliptischen Zellen „zum größten Teile zur Bildung der Eier resp. Spermatozoen verbraucht werde", weil „zur Zeit der Winterruhe, noch mehr aber zur Zeit der Fortpflanzung von den zwei Zellsorten jetzt nur noch die flaschenförmigen erhalten sind, oder vielmehr der die elliptischen in so charakteristischer Weise erfüllende Inhalt geschwunden ist". Er hält demnach diese Zellen für Speicherzellen. Dagegen ist einzuwenden, daß ich bei Spinnen zur Winterszeit und zu anderen Hungerperioden im „Leber"epithel immer die fraglichen Zellen mit dem sattsam bekannten Inhalt gefunden habe, dagegen bei Tieren mit reichlichem Stoffwechsel dieselben oft zum allergrößten Teile leer. Und ich meine, daß Spinnen zur Fortpflanzungszeit besonders viel Nahrung zu sich nehmen, und deshalb mögen dann die Zellen wohl häufiger inhaltlos erscheinen.

Wir haben aber in allen Fällen konstatiert, daß bei wohlgefütterten Tegenarien unsere Zellen B schnell ihren Inhalt umformen, sich dessen entäußern und wieder zur Bildung neuer Kugeln

schreiten und daß sich dieser Prozeß mehrmals hintereinander wiederholt. Man müßte doch wohl annehmen, daß, wenn es sich in den Zellen um Reservoire handle, diese darauf bedacht wären, möglichst viel Material für schlechtere Zeiten zu häufen und während Futtermangels davon zu zehren. Außerdem käme dann wieder die Schwierigkeit der Erklärung hinzu, wie dann diese Zellen die Nahrung aufzunehmen imstande seien. Ich bin vielmehr zu der Überzeugung gekommen, daß die Zellen B die eigentlichen Drüsenzellen sind, in welchen das zur Verdauung nötige Secret bereitet wird. Schimkewitsch und Clara Hamburger sprechen in ihren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen beiläufig dieselbe Vermutung aus, aber ohne den Verhältnissen bei fressenden Spinnen nachgeforscht zu haben. Gestützt wird diese Auffassung dadurch, daß, wie überhaupt von Secreten bekannt ist, auch hier dasselbe die „Reifungs"-erscheinung erkennen läßt, welche eben in dem Wechsel der Affinitäten zu den Farbstoffen besteht, daß das unreife acidophile Secret sich in kleine basophile Tröpfchen auflöst, welche aus der Mutterzelle austreten und sich in die Nährzellen, in welchen die Verdauung stattfindet, sowie in das Drüsenlumen ergießen. Wie bereits mitgeteilt, zerfallen sie hier noch mehr und fließen, da die Nährzellen sich oft mattblau tingieren, wahrscheinlich zusammen. Merkwürdig ist, daß von sämtlichen Autoren, welche die Spinnen„leber" zum Gegenstand ihrer Forschung gemacht haben, alle diese mitgeteilten Prozesse übersehen worden sind. Der Grund dafür wird wohl darin zu suchen sein, daß sie eben nicht so methodisch zu Werke gegangen sind wie ich, indem ich mir eine Reihe von Fütterungsstadien verschaffte.

Bereits eine halbe Stunde nach Beginn der Nahrungsaufnahme hat die Umbildung der großen gelben Fermentkugeln in blaue kräftig eingesetzt; hungernde Spinnen zeigen nur verschwindend wenige dieser Zellen bei solcher Tätigkeit. Es geht daraus hervor, daß die Secretion nicht durch den Hunger, sondern durch den von der aufgesogenen Nahrung ausgehenden Reiz hervorgerufen wird. Auf die Drüsenzelle scheint von dem „unreifen" Secret (den gelben Kugeln) ein großer Druck ausgeübt zu werden, da sie schon während der Entleerung zusammengeschrumpft und nach erfolgter Entleerung nicht viel voluminöser ist, als daß der Kern in ihr knapp liegen kann. Vielleicht färbt sich das Plasma während dieses letzten Zustandes dadurch so intensiv, daß es mehr auf eine Stelle zusammengezogen erscheint.

Was das Secret an chemischer Arbeit leistet, kann ich natürlich aus den morphologischen Befunden nicht erkennen.

Bertkau hatte gefunden, daß in der „Leber" der Spinnen hauptsächlich ein Secret bereitet wird, welches Fibrin usw. in Peptone verwandelt, und Berlese, daß die durch Eisenhämatoxylin nicht schwärzbaren Nahrungskugeln aus Eiweiß bestehen, welche in Peptone übergeführt werden und sich alsdann intensiv tingieren. Von einer secretiven Tätigkeit der Nährzellen habe ich nichts erkennen können; die in ihnen während ihrer verdauenden Tätigkeit zu beobachtenden, durch Hämatoxylin schwach blau färbbaren Fermenttröpfchen stammen aus den anderen Zellen, den Drüsenzellen.

Ich möchte nicht unterlassen, auf die auffallende Aehnlichkeit hinzuweisen, welche zwischen dem „Leber"epithel der Spinnen und dem Darmepithel der ebenfalls, wie seit Metschnikoff bekannt ist, intracellulär verdauenden Turbellarien besteht, und beziehe mich dabei auf die neueren Arbeiten von Böhmig, Ude und Arnold. Das Epithel des Turbellariendarmes enthält zwei morphologisch gut unterschiedene Zellen. Böhmig beschreibt sie folgendermaßen: „Die Mehrzahl der Zellen ist von kolbenförmiger Gestalt, gegen die Basis leicht verjüngt und wenig scharf konturiert; die zahlreichen in ihnen enthaltenen Vacuolen werden von verschieden großen und verschieden gefärbten Einschlüssen erfüllt; die rundlichen oder nur wenig ovalen Kerne liegen gewöhnlich basal, eingebettet in ein feinkörniges, vacuolenfreies Plasma, rücken aber auch bis in die halbe Zellhöhe. Die der zweiten Art sind am reichlichsten in der Nähe des Darmmundes, spärlicher in den sekundären Darmästen anzutreffen. Sie fallen durch ihre ausgesprochen keulenförmige, schärfer umrissene Gestalt auf; gegen die Basis hin sind sie erheblich stärker verschmälert als die früher genannten, fast zugespitzt; hier finden wir auch stets den chromatinreichen, ovalen fast spindelförmigen Kern. Sie enthalten gewöhnlich annähernd gleichgroße, durch Eosin und Eisenhämatoxylin intensiv färbbare, homogene Kugeln; entbehren sie derselben, so sind sie entweder von einem Plasmanetz durchzogen, dessen Lücken noch die Lage des früheren Inhalts erkennen lassen, oder aber es erfüllt ein feinkörniges, mit Hämatoxylin ziemlich intensiv tingierbares Plasma die ganze Zelle. Diese Zellen, welche häufig etwas kürzer sind als die sie umgebenden assimilierenden, die der ersten Art, entsprechen den Körnerkolben Minot's." Hinsichtlich der Bedeutung der „Körnerkolben" kommen die oben genannten Autoren übereinstimmend zu der Ansicht, daß es sich in

ihnen um secretbereitende Drüsenzellen handelt; allein der zuerst beschriebenen Zellart kommt verdauende Tätigkeit zu. Arnold, welcher erst im verflossenen Jahre an der Hand von durch Fütterung gewonnenen verschiedensten Stadien die Verdauung der *Planaria* untersuchte, fand bei leerem Darm die Drüsenzellen groß und mit gefüllten Vacuolen (wie bei *Tegenaria*). Bei beginnender Nahrungszufuhr nehmen sie an Ausdehnung ab (Übereinstimmung mit *Tegenaria*), weil das Secret, welches zur Verdauung des Fettes verbraucht wird, entleert wird. Schließlich sind die Secretzellen ganz klein geworden.

Eine Viertelstunde nach Anfang der Fütterung füllen sich die anderen, assimilierenden Zellen mit kleinen Fettkugeln, welche in Vacuolen liegen. Zu beachten ist, daß sich die Aufnahme des Fettes ohne Pseudopodien vollzieht und dieses sich erst innerhalb der Zellen zu Kugeln formt. Die Nahrungskugeln färben sich zunächst tiefschwarz (durch Osmiumsäure), werden alsdann heller, braun und endlich rot.

Die von anderer Seite (v. Graff) vertretene Auffassung, daß der Inhalt der Körnerkolben Reservestoffe seien, wird auf Grund von diesbezüglichen Experimenten (Hungern bis zu 8 Wochen) abgelehnt: die Zellen hatten ihre Kugeln nicht eingebüßt. Wir sehen also, daß zwischen den Epithelzellen des Turbellariendarmes mit denen der Spinnen„leber“ weitgehende Übereinstimmung in morphologischer Beziehung wie hinsichtlich ihres physiologischen Verhaltens zu konstatieren ist.

Bindegewebe.

Im Anschluß an das Epithel der „Leber“ habe ich das Verhalten des Bindegewebes, des Darmkanals und der Malpighi'schen Gefäße zu behandeln.

Vom Bindegewebe wurde bereits erwähnt, daß es mesodermalen Ursprungs ist, die einzelnen „Leber“follikel miteinander und mit dem Darmkanal verbindet und die Vasa Malpighi einschließt. Beschrieben wurde es zum erstenmal von Bertkau, nachdem Grube seiner nur kurz und unvollkommen Erwähnung getan hatte. Je nach den verschiedenen Ernährungszuständen kann es (d. h. sein Inhalt) einen anderen Anblick gewähren. Im allgemeinen ist zu sagen, daß innerhalb der Zellen des Bindegewebes fast alle Bestandteile angetroffen werden, welche wir bei Behandlung des „Leber“epithels kennen gelernt haben. Das Bindegewebe (Fig. 1 *Bgb*) umspinnt zumeist in

nur dünnen Strängen die einzelnen Divertikel der Mitteldarmdrüse, nur selten wird es in größerer Breite als von zwei Zellen beobachtet. Es besteht aus polygonalen Zellen, deren Plasma entweder nur als schmaler Randbelag der deutlichen Membran auftritt oder ein weitmaschiges Netzwerk bildet. Der Kern liegt zentral oder an einer Seite und erscheint ähnlich wie die Kerne der Nährzellen, weshalb von einer nochmaligen Beschreibung Abstand genommen wird.

Bei hungernden Tegenarien sind die Bindegewebszellen leer von Einschlüssen bis auf grünliche Tröpfchen (Fig. 1 *G*), welche uns schon in den Nährzellen bei stark hungernden Exemplaren aufgefallen sind und aus Guanin bestehen sollen (Fig. 10 *G*). Sie finden sich hier in derselben Weise innerhalb wie außerhalb des Kernes. Es scheint demnach, als ob der Kern an ihrer Bildung hervorragend beteiligt wäre.

Wenn aus den Drüsenzellen der „Leber" die basophilen Fermenttröpfchen austreten, so ergießen sie sich nicht nur in die Nährzellen und in das Drüsenlumen, sondern sie gelangen auch, wie mir scheint, „zufällig" in die Zellen des Bindegewebes, um von hier aus in andere Nährzellen zu dringen. Daß die Membranen jener Zellen sehr durchlässig sind, ist auch andrerseits zur Genüge beobachtet, und wir werden davon gleich weiter hören; zudem handelt es sich noch um wandernde Flüssigkeiten.

Das Wort „zufällig" bedarf einer Begründung, welche ich jedoch erst später bringen kann.

Bei gutgenährten Spinnen finden sich innerhalb der Bindegewebszellen Nahrungskugeln, aber nur jene durch Pikrinsäure resp. Eisenhämatoxylin färbbaren, sowie die in Form von Krystallen auftretenden Stoffwechselprodukte (Fig. 8 *Kr*). Vermißt werden dagegen die braunen resp. roten kugligen Produkte, welche sich in den Nährzellen am apicalen Ende ansammeln und ins Lumen entleert werden.

Die Nahrungskugeln können natürlich in das Bindegewebe nur aus den Nährzellen gelangen, und ich glaube, daß wir berechtigt sind, auch für die tafel- und säulenförmigen Krystalle, wenigstens für einen Teil, dasselbe annehmen zu dürfen. Letztere finden sich hier, wenn die Nährzellen von ihnen erfüllt sind, oft in größter Menge. Bertkau, welcher von intracellulärer Verdauung bei Spinnen noch nichts wußte, beobachtete, daß „das Zwischengewebe zur Zeit reichlicher Nahrungsaufnahme dicht mit kleinen Kugeln erfüllt (ist), die sich mit Osmiumsäure rasch schwärzen". Es ist wohl sicher, daß diese Kugeln aufgenommene Nahrung waren.

Was geschieht mit den Nahrungskugeln im Bindegewebe?

Wenn wir uns vergegenwärtigen, daß wir außer ihnen dort Fermente und Stoffwechselprodukte antreffen, so sollte man meinen, es würde in den fraglichen Zellen verdaut. Nach reiflicher Prüfung komme ich aber zu dem Schluß, daß davon nicht die Rede sein kann. Folgende Gründe sind für mich maßgebend:

1. erhalten niemals die gelben Nahrungskugeln die uns aus den Nährzellen (Fig. 9) bekannten rötlichen Pünktchen, von denen ich annehme, daß sie unter der Einwirkung von Secreten entstehen, und 2. finden sich innerhalb des Bindegewebes ebensowenig die bekannten braunen und roten Kugeln, welche Endprodukte des Stoffwechsels sind (*U*).

Aus diesen beiden Gründen glaube ich mich berechtigt, die Annahme eines Verdauungsvorganges innerhalb des Bindegewebes ablehnen zu dürfen, und bezeichnete das Vorhandensein der Fermenttröpfchen in ihm als „zufällig". Bereits Bertkau war der Ansicht, daß das Bindegewebe der Arachniden den Fettkörper der Insecten vertrete. Und darin hat er vollständig recht. Demnach wäre es als Speicher- und Excretionsorgan aufzufassen. Daß das betreffende Gewebe bei guter Ernährung Nahrungsstoffe aufspeichert, wissen wir, und daß diese hier keiner Verdauung unterliegen, scheint auch sicher. Folglich müssen die Nahrungskugeln wieder zurück in die Nährzellen, wenn sie überhaupt dem Körper nützen sollen. Verschwunden sind sie bei hungernden Spinnen.

Bernard, welcher die „Peritonealzellen" (Bindegewebszellen) leer von Speisestoffen fand (er hatte Spinnen zur Winterszeit untersucht), sah jene, auf Bertkau's Beobachtungen fußend, als provisorisches Depot an, in welches während günstiger Ernährungsbedingungen Nahrung überführt werde; in Hungerzeiten wandere diese wieder ab in die Epithelzellen der „Leber", um hier verdaut zu werden. Ich huldige derselben Auffassung. Andrerseits hält es Bernard nicht für unmöglich, daß die Peritonealzellen „normal oder anormal" die Nahrungskugeln für sich verdauen. Doch dürfen wir hierbei nicht vergessen, daß er hier nur eine Hypothese konstruiert, da er am Material das Verhalten der Nahrung nicht studieren konnte.

Daß das Bindegewebe auch der Excretion dient, scheint mir nicht sowohl daraus hervorzugehen, daß sich in ihm die bekannten Krystalle finden, denn diese könnten auch aus den Nährzellen eingewandert sein, als vielmehr daraus, daß in ihm innerhalb der Kerne

die grünen Guaninkugeln entstehen. Es ist auch möglich, daß die Zellen aus den assimilierten Säften die Krystalle (*Kr*) excernieren.

Eine Differenzierung wie beim Fettkörper in (Fett) speichernde und Excretionszellen hat im Bindegewebe der Spinnen nicht stattgefunden. Bei dem primitiven Verhalten, welches die „Leber“ zeigt, ist das auch nicht zu erwarten. Berlese nennt das Bindegewebe Matrix, weil er annimmt, daß bei den Arachnidae von ihm aus eine Regeneration des „Leber“epithels ausgeht. Dann würden die entodermalen Epithelzellen ersetzt von mesodermalen Zellen.

Ich bedauere, über die Regeneration der „Leber“zellen nicht das Geringste mitteilen zu können.

Das Verhalten des „Leber“epithels wie auch des Darmepithels während der Häutung konnte ich leider aus Mangel an Material nicht untersuchen. In den wenigen Fällen, welche sich in der Gefangenschaft abspielten, fand die Häutung des Nachts statt.

Darmkanal und Malpighi'sche Gefäße.

Es bleibt mir nur noch übrig mitzuteilen, welche Veränderungen ich während der verschiedenen Verdauungsetappen an dem Epithel des abdominalen Darmes und seiner Anhänge, der Malpighi'schen Gefäße, gefunden habe. Vorausgeschickt sei eine Beschreibung ihrer topographischen Verhältnisse.

Der Mitteldarm, welcher durch den Hinterleibsstiel in das

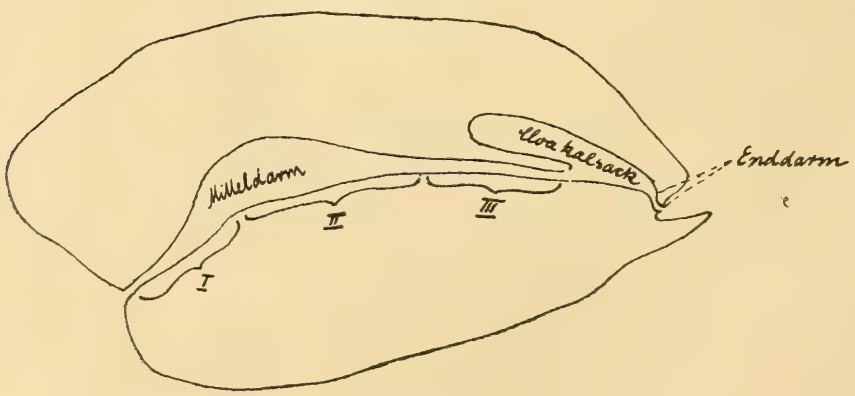


Fig. A.

Abdomen eingetreten ist, liegt median (Textfig. A). Er wendet sich zunächst nach der Dorsalseite und zeigt anfangs geringes Lumen, welches sich bald erweitert, und steigt alsdann bei gleichzeitiger

Verengerung seines Lumens abwärts, am Ende eine große, nach vorn gerichtete dorsale Ausstülpung, den Cloacalsack, bildend. Aus diesem führt ein kurzer Enddarm nach außen.

Bevor der Mitteldarm in die Cloake eingetreten ist, hat diese jederseits, links und rechts vom Darmkanal, einen Sammelgang der Malpighi'schen Gefäße aufgenommen. Diese selbst sind in dem die Leberfollikel umschließenden Bindegewebe überall zerstreut anzutreffen (Fig. 1 *VM*); ihr Lumen ist meistens außerordentlich klein. Ihre Abstammung vom Entoderm ist durch neuere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen sichergestellt.

Ich beschreibe im Folgenden zuerst die histologischen Befunde des Epithels von Darm und Malpighi'schen Gefäßen bei Tegenarien, welche einige Zeit gehungert haben, deren Nährzellen also nur noch wenig Nahrungskugeln enthalten.

Der im Abdomen verlaufende Mitteldarm läßt sich in drei Abschnitte zerlegen, deren Verschiedenheiten durch das Epithel hervorgerufen werden. In der Textfigur habe ich jene mit I, II und III bezeichnet. Der aufsteigende Schenkel des Darmkanals (I) zeigt ein Epithel, welches sich in nichts von dem der „Leber" unterscheidet, also Nährzellen und Drüsenzellen enthält, „so daß man auf einer Reihe von Querschnitten oft den Darm vergeblich sucht" (Bertkau). Die Nährzellen überwiegen hier allerdings in noch höherem Maße als in der Mitteldarmdrüse. In diesem Darmteile sowie in dem folgenden etwa an der höchsten Stelle, welche der Darm überhaupt im Körper der Spinne einnimmt, liegen die Mündungen der „Leber" in den Darm. An dem zuletzt bezeichneten Ort hat das Epithel schon ein anderes Aussehen gewonnen; es ist von jetzt ab homomorph, doch sind die Zellen im Abschnitt II und III voneinander verschieden.

Das Lumen des Darmkanals hat an der Stelle, welche der Dorsalfläche am nächsten liegt, einen Durchmesser von 275 μ und mehr erreicht und verringert sich im absteigenden Teile ganz erheblich. Das Epithel des II. Darmteiles (Fig. 11) besteht aus wenig hohen Zellen, welche, da ihre Grenzen ganz verschwinden, einen einzigen Plasmastrang bilden. Die Länge der Zellen beträgt 8—12 μ. Das Plasma, welches sich bei den hungernden Tieren schwach gelblich färbt[1]), erscheint in feinsten Pünktchen und läßt oft deutlich eine Längsstruierung erkennen. Mitunter finden sich im apicalen

1) Färbung hier wie im folgenden nach van Gieson.

Teile einige kleine Vacuolen (*V*). Der Kern liegt der Basalfläche genähert und entspricht dem der Nährzellen aus der „Leber". Ein Stäbchensaum kommt an keiner Stelle des Darmes vor.

Im folgenden Abschnitt (III), dessen größter Teil unter der Cloake liegt, werden die Epithelzellen (Fig. 12) höher und ausgesprochen cylinderförmig (Länge 40 μ und mehr). Nicht immer, aber doch dann und wann, bietet es den von Bertkau beschriebenen Anblick, daß nämlich auf Querschnitten das Lumen sternförmig ist, weil höhere und niedere Zellen miteinander abwechseln. Die Zellgrenzen sind oft gut zu erkennen. Das feinkörnige Plasma, das sich gelblich tingiert, ist deutlich längsstruiert und weist, besonders am apicalen Teile, reichlich kleine Vacuolen auf. Der basal gelegene ovale Kern ist größer als der aus den Zellen des II. Abschnitts. Sein Längendurchmesser beträgt 9 μ, sein Breitendurchmesser 7 μ. Im übrigen konstatiere ich zwischen beiden keinen Unterschied. In der Nähe der Mündung in den Cloacalsack ist das Lumen des Darmes so eng geworden, daß sein Durchmesser nur wenig mehr als 20 μ mißt.

Die Cloake (Bertkau), Mastdarmtasche (Wasmann), poche stercorale (Plateau), also jene dorsale Ausstülpung des Mitteldarmes, ist von ansehnlicher Größe.

Bei einer *Tegenaria*, deren Abdomen 3,3 mm lang und 2,4 mm breit ist, hat der Cloacalsack eine Länge von 1,2 mm und eine Breite von 0,6 mm. Ausgekleidet wird er von einem hohen Cylinderepithel (Länge ca. 40—50 μ) (Fig. 15), welches dem des zuletzt erwähnten Darmteiles (III) entspricht. Deshalb sehe ich von einer besonderen Beschreibung ab. Es darf nicht verschwiegen werden, daß mitunter das Cloakenepithel von nur geringer Höhe angetroffen wird und Zellgrenzen durchaus nicht erkennen läßt. Eine Beziehung dieses Verhaltens zu bestimmten Ernährungszuständen der Spinnen habe ich nicht aufdecken können.

Fast zu allen Zeiten, wenn die Spinnen hungern oder sich eines regen Stoffwechsels erfreuen, ist die Cloake von Excrementen erfüllt und zwar in folgender typischer Weise (Textfig. B): In der Mitte des Lumens liegen in verschieden großer Zahl kleinere und größere, eiförmige Kotballen, von denen jeder von einer blauen, strukturlosen Membran umschlossen ist. Diese Ballen bestehen aus den aus den Nährzellen bekannten braunen und roten Uraten und aus Krystallen. Wir wissen, daß sich die apicalen, excretbeladenen Enden der Nährzellen ablösen, ins Lumen der Drüse gelangen und sich dort ver-

einigen. Der Darm führt sie in die Cloake. Zwischen den Kotballen und diesen einerseits und den Epithelzellen des Cloacalsackes andererseits liegt eine dichte Masse von ganz winzigen, kugeligen, stark lichtbrechenden Guaninkörpern, welche zum größten Teile aus

Fig. B.

den Malpighi'schen Gefäßen stammen. Nie werden sie zwischen den von der blauen Hülle umgebenen Excreten angetroffen. Daraus geht hervor, wie Berlese richtig schloß, daß die Membran gebildet sein muß, ehe die Massen in die Cloake gelangen. Auch bereits im Darmkanal und in den „Leber"lumina sind die Excremente von einer Hülle umgeben. Ihre Bildung muß demnach in die Lumina der Mitteldarmdrüse verlegt werden; das Material scheinen die Nährzellen zu secernieren. Leider sind meine Befunde in dieser Beziehung nicht ganz eindeutig.

Ich habe schon früher darauf hingewiesen, daß Berlese die tafel- und säulenförmigen Krystalle aus den Nährzellen in dem Cloacalsack nicht hat auffinden können, wohingegen ich sie hier häufig fand, ja, in einem Falle nichts anderes von der blauen Hülle umschlossen als nur sie.

Zu beachten ist, daß die Excremente der Araneiden nur aus Excreten (Endprodukten des Stoffwechsels) bestehen, zwischen welchen keine Fäcalien, die den Geweben nie angehört hätten, vorkommen. Immer habe ich gefunden, daß der Inhalt der Cloake erst dann entleert wird, wenn die Spinne, mag sie auch noch so lange hungern, wieder Gelegenheit zum Fressen hat.

Die Excremente gelangen durch den kurzen Enddarm ins Freie.

Er beschreibt einen nach der Rückenseite hin offenen Bogen; sein Epithel besteht aus Cylinderzellen, welche dorsal höher sind als ventral. Da ich während aller Stadien die Zellen gleichförmig angetroffen habe, scheint er zu den Verdauungsvorgängen in keiner Beziehung zu stehen. Mit der Nahrungsmasse kommt er in keine Berührung.

Die Malpighi'schen Gefäße bieten auf Querschnitten folgendes Bild (Fig. 1 *VM*): Auf einer dünnen, kernführenden Tunica sitzt ein kubisches Epithel, welches von nur wenig Zellen gebildet wird. Meist trifft man nur zwei bis drei Kerne an. Die Zellgrenzen sind nicht zu erkennen; das Plasma färbt sich nur schwach. Die Kerne sind oval und in der Art der Kerne der Nährzellen ausgebildet. Immer werden in den Zellen, bedeutend mehr noch im Lumen der Gefäße, jene aus dem Inhalt der Cloake bekannten Guaninkrystalle angetroffen, welche oft die Gefäße prall füllen (Fig. 1 *g*). Die vorhin erwähnten Sammelgänge führen sie der Cloake zu.

Es ist gleichgültig, ob die Spinnen hungern oder lebhaft verdauen, diese Excrete finden sich immer. Daß Guanin excerniert wird, ist seit langem bekannt.

Ich komme jetzt auf einige Tatsachen aus der Geschichte des Epithels des Mitteldarmes wie der Cloake während der Verdauungsvorgänge zu sprechen, welche den Autoren bisher vollständig entgangen sind.

Wenn man eine Spinne etwa 2 Stunden nach Beginn der Nahrungsaufnahme konserviert und untersucht, findet man das Darmepithel des II. und III. Abschnitts (Fig. 13 u. 14 *f*) besetzt von kleinen, meistens intensiv blauen Tröpfchen, welche sich besonders an den apicalen Enden häufen. Viele von ihnen liegen namentlich in dem unter der Cloake gelegenen Darmteile in den Vacuolen. Das gesamte Epithel hat eine bläuliche Farbe erhalten. Mit Sicherheit habe ich an einer Reihe von Fällen konstatieren können, daß diese Tröpfchen aus den Drüsenzellen der „Leber" stammen; denn manche von ihnen zeigen sich innerhalb des Darmepithels genau so konzentrisch geschichtet (blasser Rand und intensiver „Kern") wie in den Drüsen- und Nährzellen selber. Daß die Fermenttröpfchen aus den Drüsenzellen in die Nährzellen und in das Zwischengewebe gehen, wissen wir, und alle diese sind mehr oder weniger von den Tröpfchen erfüllt, wenn die Darmzellen sie enthalten. In diesen sind sie plötzlich da; davon, daß etwa die Zellen des Darmes selber Secret bereiteten, ist durchaus nichts wahrgenommen. Die Därme

von Spinnen, welche einige Zeit ohne Nahrung gelebt haben, zeigen niemals die Tröpfchen. Stets werden dagegen diese beobachtet, wenn die Drüsenzellen sich ihres Inhaltes entleeren oder schon entleert haben. Die Fermenttröpfchen treten ins Darmlumen aus und verblassen. Sie mischen sich mit der Nahrungsmasse, wodurch sie einen bläulichen Ton erhält. Im Cloakensack werden die Tröpfchen stets vermißt.

Ich wiederhole, daß ich von einem Secretionsvorgang der Epithelzellen des Darmes (II und III) selber nichts habe bemerken können.

Eine andere Frage ist die nach der Resorptionsfähigkeit der Darmzellen. Gewöhnlich kommt die aufgenommene Nahrung nur in Berührung mit den Zellen des I. und II. Darmabschnitts. Im I. verhält sich das Epithel wie das der „Leber", mit welchem es ja auch morphologisch übereinstimmt, im II. findet eine Resorption, wenigstens in der Weise der Nährzellen, nicht statt, und ebensowenig im III.

Und von einer Resorption der bereits gänzlich verdauten Nahrung, welche Berlese besonders im vorderen Teile des abdominalen Mitteldarmes geschehen läßt, kann keine Rede sein, da diese gar nicht in den Darmkanal gelangt. Dieser scheint mir nach allem jede besondere Funktion aufgegeben zu haben und nur noch als Rohr zu dienen, welches die aus der intracellulären Verdauung abgeflossenen Endprodukte des Stoffwechsels aus der „Leber" in den Cloacalsack führt. Die enorme Ausdehnung der verdauenden Mitteldarmdrüse dürfte auch eine andere Tätigkeit des morphologisch nur kümmerlich erscheinenden Darmes überflüssig machen.

Das Epithel des Cloacalsackes, welchen wir bisher als Depot für die Excremente kennen gelernt haben, erfüllt jedoch eine besondere, bislang übersehene Aufgabe. Bei fast allen Tegenarien, mit Ausnahme von solchen, welche eine längere Hungerperiode erlitten haben, finden sich in den Epithelzellen der Cloake in großer Menge jene konzentrisch geschichteten, kugligen, gelblichen Körper (Fig. 15 *Sph*), welche wir zwischen den Nahrungskugeln in den Nährzellen auf Fig. 7 u. 9 antreffen und Urate sein sollen (Berlese). Sie liegen zum größten Teil in kleinen Vacuolen und treten in das Lumen des Sackes aus, zeigen dann aber die specifische Form der Guaninkrystalle.

Das Epithel der Cloake excerniert aus der assimilierten Nahrung die „geschichteten Sphäriten", und so hätten wir nicht nur der so-

genannten Leber und den Malpighi'schen Gefäßen, sondern auch dem Cloacalsack excretorische Funktion zuzuerkennen.

Literaturverzeichnis.

1812. Treviranus, Ueber den Bau der Arachniden, in: Ztschr. Physiol.

1836. Dugès, Observations sur les Aranéides, in: Ann. Sc. nat. (2), Zool., Vol. 6.

1842. Grube, Einige Resultate aus Untersuchungen über die Anatomie der Araneiden, in: Arch. Anat. Physiol.

1846. Wassmann, Beiträge zur Anatomie der Spinnen, in: Abh. naturw. Ver. Hamburg.

1846. Meckel, Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere, in: Arch. Anat. Physiol.

1881. Schimkewitsch, Sur l'anatomie de l'Épeire, in: Zool. Anz.

1882. Henking, Beiträge zur anatomischen Entwicklungsgeschichte und Biologie von Trombidium fuliginosum, in: Z. wiss. Zool., Vol. 37.

1882. Frenzel, Ueber den Bau und Tätigkeit des Verdauungskanals der Larve von Tenebrio molitor mit Berücksichtigung anderer Arthropoden, in: Berlin. entomol. Ztschr.

1884. Schimkewitsch, Sur l'Anatomie de l'Épeire, in: Ann. Sc. nat., Zool. (2), Vol. 17.

1884. Bertkau, Ueber den Bau und die Funktion der sog. Leber bei den Spinnen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 23.

1885. —, Ueber den Verdauungsapparat der Spinnen, ibid., Vol. 24.

1887. Plateau, Recherches sur la structure de l'appareil digestif et sur les phénomènes de la digestion chez les Aranéides dipneumones, in: Bull. Acad. Belg. (2), Vol. 44.

1889—1894. Vogt und Yung, Lehrbuch der praktischen und vergleichenden Anatomie.

1893. Bernard, Notes on some of the digestion processes in Arachnids, in: Journ. microsc. Soc. London.

1896. Berlese, Ricerche negli organi e sulla funzione dell digestione negli Acari, in: Riv. Patol. veget., Vol. 5.

1899. —, Circa il mesointestino di alcuni aracnidi, ibid., Vol. 7.

1901. —, Circa il mesenteron negli artropodi tracheati, in: Monit. zool. Ital., Vol. 12.

1902. K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere.

1903. v. Fürth, Chemische Physiologie der niederen Tiere (darin weitere Literaturangaben).

1906. Schimkewitsch, Ueber die Entwicklung von Telyphonus caudatus, verglichen mit derjenigen einiger anderer Arachniden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 81.

1906. Böhmig, Trikladenstudien I. Tricladida maricola, ibid.

1907—1908. Nordenskiöld, Zur Anatomie und Histologie von Ixodes reduvius, in: Zool. Jahrb., Vol. 25, Anat.

1908. Ude, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Süßwassertrikladen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 89.

1909. Faussek, Ueber Guaninablagerung bei Spinnen, in: Zool Anz., Vol. 35.

1910. Samson, Zur Anatomie und Biologie von Ixodes ricinus, in: Z. wiss. Zool., Vol. 93.

1910. Hamburger, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Argyroneta aquatica, ibid., Vol. 96.

1910. Arnold, Intra-cellular and general digestive processes in Planaria, in: Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 54.

1910. Winterstein, Handbuch der vergleichenden Physiologie. (Im Erscheinen begriffen.)

Erklärung der Abbildungen.

A Nährzelle
B Drüsenzelle
Bgb Bindegewebe
F u. *F'* acidophiles Fermenttröpfchen
f basophiles Fermenttröpfchen
G u. *g* Guanin
Kr Krystalle unbekannter Natur
N Kern der Drüsenzelle
n Kern der Nähr- resp. Darmzelle
NK Nahrungskugel
nk in Bildung begriffene Nahrungskugel
Sph „geschichtete Sphäriten"
U Urate
V Vacuole
VM Malpighi'sches Gefäß

Vergrößerung überall 920 : 1.

Mit Ausnahme von Fig. 6 wurde nach mit van Gieson gefärbten Präparaten gezeichnet.

Die Abbildungen wurden nach farbigen Originalen hergestellt.

Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf *Tegenaria domestica*.

Tafel 3.

Fig. 1. „Leber"- und Bindegewebszellen einer im Winter gefangenen, ungefütterten *Tegenaria*.

Fig. 2. „Leber"zellen einer ebenfalls im Winter erbeuteten Spinne; $1^1/_2$ Std. nach Beginn der Nahrungsaufnahme.

Fig. 3. Wie bei Fig. 2; 3 Std. nach Beginn der Nahrungsaufnahme.

Fig. 4. Drüsenzelle kurz nach Entleerung ihres Secrets.

Fig. 5. Drüsenzelle bei Neubildung von Secret.

Fig. 6. Einzelne Nahrungskugeln; Färbung mit Eisenhämatoxylin. α frisch gebildete Nahrungskugeln, β—δ solche während der Umbildung in schwarze, ε vollständig geschwärzte.

Fig. 7. Nährzelle, mit Nahrungskugeln gefüllt.

Fig. 8. Nährzelle, mit Krystallen gefüllt.

Fig. 9. Nährzellen einer stark gefütterten Spinne.

Fig. 10. Nährzelle einer Hungers gestorbenen *Tegenaria*. Konservierung höchstens $^1/_2$ Std. nach erfolgtem Tode.

Fig. 11. } Mitteldarmepithel { des II. Abschnitts.
Fig. 12. } { des III. Abschnitts.

Fig. 13. Mitteldarmepithel des II. Abschn. } 2 Std. nach Beginn
Fig. 14. Mitteldarmepithel des III. Abschn. } der Nahrungsaufnahme.

Fig. 15. Epithel des Cloacalsackes.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Sui Meccanismi Nervosi, che regolano la Coordinazione dei Movimenti Locomotorii nei Diplopodi.

Ricerche Sperimentali

di

Antonino Clementi.

(Dal Laboratorio di Fisiologia della R. Università di Roma, diretto dal Prof. L. Luciani.)

Con 7 figure nel testo.

Un' analisi sperimentale completa della locomozione dei Diplopodi e delle condizioni che regolano il meccanismo della coordinazione dei loro movimenti ambulatori non è stata finora eseguita; eppure quello offertoci dai Diplopodi (Iulidi) è per certo uno dei casi più tipici di locomozione complessa che possiamo riscontrare tra gli animali a zampe articolate. Ho creduto quindi di non piccolo interesse per la fisiologia del sistema nervoso in genere e per la fisiologia della locomozione in ispecie di fare ricerche sperimentali intese a indagare i meccanismi nervosi grazie ai quali la coordinazione dei movimenti di locomozione nei Diplopodi avviene. Tre fini ho avuto specialmente di mira nel fare le mie esperienze: 1. stabilire il modo con cui la locomozione normalmente si svolge; 2. ricercare se la coordinazione dei movimenti locomotori permane, dopo che la catena nervosa sia stata in uno o in più punti interrotta, grazie all' esistenza di meccanismi che abbiano una localizzazione

segmentale; 3. studiare infine i riflessi che in rapporto alla locomozione insorgono nei singoli segmenti per l' applicazione di stimoli svariati.

Le ricerche sulle funzioni del sistema nervoso centrale dei Miriopodi in genere e dei Diplopodi in ispecie non sono molto numerose.[1]) CHILD[2]) trovò che nel *Lithobius* i fattori necessari ai movimenti coordinati sono contenuti in ogni metamero; ogni segmento di tre metameri può reagire agli stimoli con movimenti di locomozione. Anche STEINER[3]) trovò che nel *Lithobius*, *Geophilus* e *Iulus* l'asportazione del segmento cefalico non impedisce la locomozione. Il taglio unilaterale della commissura esofagea determina secondo questo autore nel *Iulus terrestris*, movimenti circolari intorno alla parte non tagliata. CARLSON[4]) nei Chilopodi trovò che i movimenti locomotori e il riflesso di posizione sono indipendenti dai gangli esofagei poichè gli individui decapitati presentano reazioni uguali a quelle dei normali; essi possono sopravvivere molto a lungo da tre giorni (*Scolopendrella*) a 12 (*Stylolemus*); il Diplopode *Iulus*, secondo CARLSON si comporta diversamente, se esso viene tagliato nel mezzo del corpo allora la coordinazione dei movimenti della metà posteriore viene turbata. La parte anteriore continua per poco tempo a muoversi; poi dopo dieci o venti minuti la coordinazione sparisce e la morte sopravviene; lo stesso avverrebbe anche quando l'animale è decapitato.

Il modo in cui si compie la locomozione dei Diplopodi è d'altra parte ancora non sufficientemente noto. Il LATZEL[5]) ha dato su ciò qualche cenno di poco conto. Il GAUBERT[6]) confessa, che non ha potuto osservare nulla di preciso a causa della rapidità del moto dei piedi, che offre ad una esatta osservazione gravi difficoltà.

---

1) BAGLIONI, S., Handb. vergl. Physiol., Vol. 4, Physiologie der Reizaufnahme, Reizleitung und Reizbeantwortung, p. 301—304, Miriopoda.

2) CHILD, The function of the nervous system of the Myriapoda, in: Amer. Natural., 1892.

3) STEINER, Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese, Abt. 3, Die wirbellosen Tiere, Braunschweig 1898.

4) CARLSON, A. Y., Contributions to the physiology of the central nerve cord of Myriapoda, in: Journ. exper. Zool., Vol. 1, 1904.

5) LATZEL, Die Myriapoden der Oesterreichisch-Ungarischen Monarchie, II., Wien, 1882.

6) GAUBERT, Sur la locomotion des Arthropodes, in: Bull. Soc. philom. Paris, 1890.

Rossi, G.[1]) è stato il primo a fare una descrizione esatta dell' ordine con cui nei Diplopodi si muovono gli arti; però quella sua è una descrizione puramente obiettiva; egli non ricercò i fattori del determinismo della speciale disposizione assunta dagli arti. Riguardo ai movimenti che eseguiscono i metameri durante la locomozione, e che io ho potuto osservare, nè il Rossi nè altri che io mi sappia dà alcuna notizia.

I. Locomozione dell' animale normale.

Disposizione delle zampe.

La descrizione della locomozione normale dei Iulidi che io qui faccio l'ho ricavata da lunghe e pazienti osservazioni. Le zampe numerosissime distribuite in numero di due paia per ogni metamero si presentano, nell' *Iulus* che si locomove, raggruppate, rispetto alla fase del movimento in cui si trovano, in gruppi di due specie che si succedono e si spostano incessantemente e successivamente ad intervalli uguali dall' indietro in avanti (Fig. A). Nei gruppi della prima categoria (*a*) le zampe sono ravvicinate le une alle altre sì da venire a contatto colle loro estremità che non aderiscono al piano di locomozione (Fig. B 2). Nei gruppi della seconda categoria (*b*) viceversa le zampe hanno le une rispetto alle altre una direzione divergente, mentre sono aderenti al piano di locomozione (Fig. B). Io credo che molto opportunamente si potrebbe applicare ad essi la stessa denominazione di "Verdickungswelle" e "Verdünnungswelle" rispettivamente, che il Friedländer[2]) adoperò nel descrivere la locomozione del *Lumbricus*, per indicare i diversi aggruppamenti in cui si presentano distribuiti i metameri durante le fasi della locomozione di questo animale.

Per conoscere i fattori di una tale disposizione delle zampe durante la locomozione, ho analizzato le fasi essenziali del movimento ambulatorio di un singolo paio di zampe; ed ecco quanto ho potuto assodare: in un primo istante le zampe si presentano nella posizione di massima inclinazione dall' avanti all' indietro e sono aderenti al piano di locomozione (Fig. C 1); in questo

1) Rossi, Giovanni, Sulla locomozione dei Miriopodi, in: Atti Soc. Ligust., Anno 12, Vol. 12, 1901.

2) Friedländer, B., Beiträge zur Physiologie des Zentralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 58, 1894, p. 168—206.

momento le zampe si sollevano e compiono un rapido movimento in avanti acquistando così una posizione di massima inclinazione dall'indietro in avanti rispetto all'asse longitudinale del corpo, allora

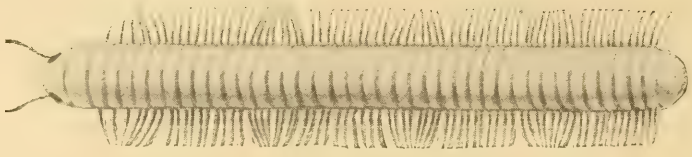
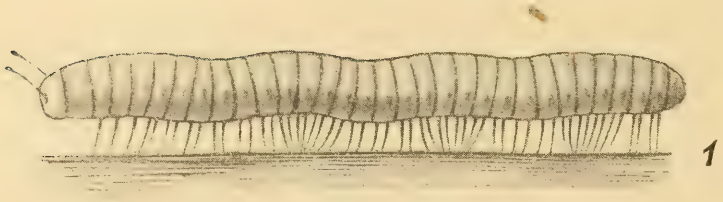


Fig. A.



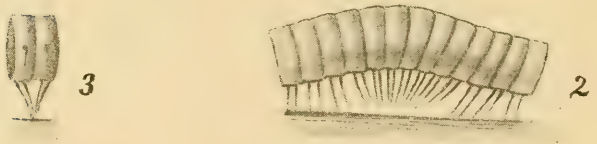


Fig. B.

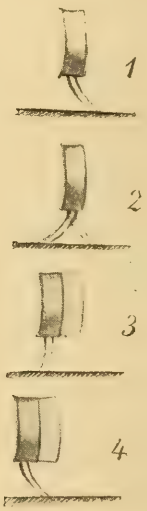


Fig. C.

Fig. A. *Iulus* visto dall'alto: si osserva la caratteristica disposizione delle zampe durante la locomozione. *a* Verdickungswelle. *b* Verdünnungswelle (Rappresentazione semi-schematica).

Fig. B. 1 *Iulus* visto di fianco: si possono osservare i caratteristici aggruppamenti delle zampe a la disposizione dei rispettivi metameri. 2 Un segmento dell'animale della figura precedente ingrandito. 3 Posizione di due paia di zampe al confine tra due diversi aggruppamenti nel momento in cui arriva l'onda di spostamento Verdickungswelle (semischematica).

Fig. C. Posizioni successive assunte dagli arti durante l'avanzamento di un metamero. 1 Posizione di massima inclinazione dall'avanti all'indietro degli arti. 2 Posizione di massima inclinazione dall'indietro in avanti degli arti, dopo che é avvenuto il riflesso di sollevamento e di avanzamento dei medesimi. 3 Momento in cui il metamero si é avanzato e le zampe hanno acquistato una direzione perpendicolare all'asse longitudinale dell'animale. 4 Ritorno alla posizione di massima inclinazione delle zampe dall'avanti all'indietro in seguito all'ulteriore avanzamento del metamero corrispondente.

si fissano con forza sul piano di locomozione (Fig. C 2); quindi prendendo per punto di appoggio il terreno esse esercitano una trazione

sul metamero corrispondente, che così per la loro attività da una parte e per la spinta dei metameri seguenti e la trazione degli antecedenti si sposta in avanti, mentre le zampe in un primo momento sono perpendicolari all' asse longitudinale e in un secondo momento ritornano alla posizione primitiva di massima inclinazione dall' avanti all' indietro (Fig. C 3—4). Ciò posto diventa più chiara a comprendersi la genesi dei raggruppamenti delle zampe di cui abbiamo dapprima parlato. I gruppi di zampe della prima categoria (Verdickungswellen) sono determinate dall' incontro delle zampe che già sollevate si spostano dall' indietro in avanti e da quelle che si trovano nella posizione di massima inclinazione dall' avanti all' indietro e cominciano allora a sollevarsi e a spostarsi (Fig. B 3); si comprende cosí la ragione del contatto delle loro estremità e la direzione convergente del loro asse. I gruppi delle zampe della seconda categoria (Verdünnungswellen) sono in rapporto di dipendenza colla posizione che assumono le zampe nelle fasi successive intercorrenti durante lo spostamento dei metameri in avanti, tra la posizione di inclinazione dall' indietro in avanti e quella di inclinazione dall'avanti all' indietro; si comprende quindi il perchè della loro direzione divergente e della aderenza delle loro estremità al piano di locomozione.

Disposizione dei metameri.

Parallelamente alla formazione di questi aggruppamenti che presentano le zampe, si presenta spesso nei soggetti più lunghi e più robusti una orientazione speciale dei metameri corrispondenti nella loro reciproca posizione (Fig. B 1—2); i metameri dei gruppi della prima categoria nel loro insieme descrivono una curva a concavità in basso, perchè sono più ravvicinati nella loro metà ventrale, laddove i metameri dei gruppi della seconda categoria sono più ravvicinati nella loro metà dorsale e quindi descrivono una curva a concavità in alto. Il rapporto che esiste tra la posizione dei metameri e quella delle zampe corrispondenti è troppo evidente perchè io vi debba insistere; è chiaro che tale posizione assunta dai metameri è dovuta alla contrazione dei muscoli che regolano l'articolazione reciproca dei singoli segmenti e che essa ha lo scopo di contribuire insieme colle zampe allo spostamento progressivo del corpo. Infatti se noi, mentre un *Iulus* si muove, ostacoliamo la sua progressione esercitando una leggera pressione in un punto del corpo nella sua metà anteriore, vediamo che i suddescritti movimenti dei meta-

meri indipendenti da quelli delle zampe diventano accentuatissimi e sono spesso essi solo sufficienti a che l' animale possa vincere l' ostacolo. Questi movimenti dei metameri hanno lo scopo di favorire l'azione degli arti nel promuovere la progressione del corpo; ho creduto quindi di applicare ad essi la denominazone „Movimenti Locomotorii Ausiliarii". In virtù della stessa ragione che la determina, questa distribuzione a gruppi delle zampe e dei metameri deve essere, come si comprende facilmente, dinamica; cioè i gruppi si spostano dall' indietro in avanti ad intervalli uguali e costanti.

Inizio della Locomozione.

Quando l' animale passa dalla posizione di riposo a quella di moto si può osservare che il movimento si inizia dalle zampe dei metameri anteriori; poi si diffonde successivamente per gradi alle zampe dei metameri seguenti e si ha l' impressione, come se tale diffusione accadesse in seguito alla trazione esercitata dai metameri già in moto su quelli che sono ancora in riposo. Vedremo come questa osservazione coincida con quanto si può rilevare durante la locomozione dopo la sezione della catena gangliare.

Moto regressivo.

Il moto regressivo si osserva raramente: se mentre l'animale si locomove, gli si afferra per un istante il segmento cefalico, allora si possono vedere insorgere delle onde di movimento delle zampe, in cui il senso del loro spostamento è completamente invertito e opposto a quello da noi descritto: non tarda però subito dopo a succedere il movimento progressivo che acquista naturalmente la direzione primitiva. Un caso analogo di movimento regressivo si può osservare quando si apra il coperchio della scatola, in cui gl' Iulidi stanno racchiusi al buio assopiti in posizione di estensione; appena essi sono colpiti dallo stimolo luminoso incurvano il capo in basso, come per difendersi da una sensazione molesta e si locomovono per alcuni secondi dall' avanti all' indietro.

II. **Effetti della Sezione della catena nervosa sulla Locomozione.**

In una prima serie di esperienze ho studiato la locomozione dopo che è stata praticata la separazione della catena nervosa

dall'anello nervoso esofageo. Per raggiungere lo scopo di interrompere la conduzione nervosa della catena gangliare mi si presentavano tre possibilità: o sezionare la catena in un punto limitato del lato ventrale, o sezionare a tutto spessore il corpo dell'animale e unire i due segmenti cosí ottenuti con dei fili, o fare agire in un punto determinato del corpo un narcotico (etere); come si vedrà il primo metodo si è dimostrato il più adatto e il più semplice all'esecuzione.

Tecnica.

Nella scelta degli animali è necessario preferire per ragioni ovvie quelli più sviluppati. Gl' Iulidi di cui mi servii furono spesso raccolti durante il periodo invernale, ma rimasero poi a lungo alla temperatura della stanza (18 °—20 °) per cui il loro stato di letargo veniva sospeso. Per la sezione della catena gangliare è duopo servirsi di forbici a punte sottilissime; asportate le zampe di due o tre segmenti, si avrà cura di limitare per quanto è possibile alla sola metà ventrale del metamero corrispondente il taglio e di asciugare con carta bibula il sangue, che fuoriesce abbondante per impedire che esso vada sulle zampe e disturbi lo svolgersi normale dei movimenti locomotori.

Influenza dell'asportazione delle zampe sulla coordinazione.

Mi son assicurato dapprima, che il contatto delle estremità degli arti non rappresenti la condizione stimolante periferica a cui si debba ricondurre il meccanismo della coordinazione dei movimenti ambulatori, come potrebbe fare pensare la descrizione che noi abbiamo dato della locomozione normale di questi animali. A tal uopo riferisco dal protocollo la seguente esperienza:

Esperienza V. — Dicembre 1909 — Ore 10 — Temperatura 20 ° — *Iulus*, lunghezza cm 6,5 — diametro cm 0,6. Si locomove spontaneamente alla luce diffusa della stanza; messo alla penombra tende ad assopirsi. A due centimetri dall' estremo caudale si asportano le zampe corrispondenti a 9 metameri che si estendono per la lunghezza di 1 cm; l'animale reagisce al taglio con movimenti di contorcimento; ritorna tosto a locomoversi. La coordinazione permane nel senso indicato dalla Fig. D, cioè al movimento in avanti della prima coppia di zampe del segmento posteriore succede immediatamente quello dell' ultima del tratto anteriore: se si impedisce all' animale di proseguire in avanti si osservano movimenti regressivi per tutta la lunghezza del corpo.

Influenza della sezione della catena sulla coordinazione.

Dall'osservazione dei risultati di tutte le mie esperienze di sezione ventrale della catena nervosa risulta un fatto di notevole importanza, cioè la possibilità del permanere della coordinazione dei movimenti ambulatori tra il tratto anteriore e il tratto posteriore al punto in cui la catena nervosa è stata sezionata. In un primo tempo

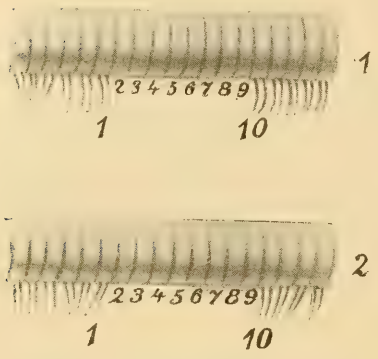


Fig. D.

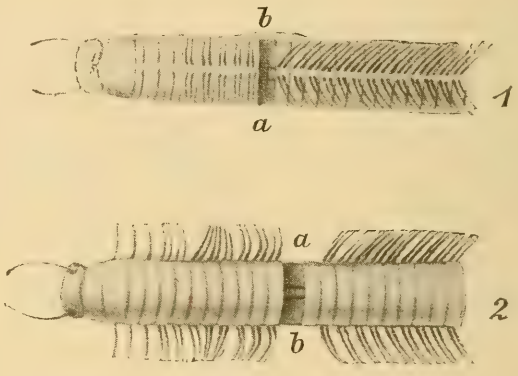


Fig. E.

in seguito al taglio si manifesta nelle zampe del segmento posteriore uno stato più o meno accentuato di atonia, che porta alla lentezza dei movimenti ambulatori e quindi ad uno stato di grande incoordinazione e in fine alla loro cessazione completa (Fig. E): ciò aveva già osservato il CARLSON (l. c.) che perciò fu indotto a pensare che la possibilità della coordinazione fosse indissolubilmente legata alla integrità della catena nervosa. Io però ho proseguito ulteriormente l'osservazione ed ho potuto stabilire che il meccanismo della cooordinazione non è stato distrutto dal taglio della catena. Se noi infatti esponiamo l'animale a catena sezionata e che presenta già i fenomeni di incoordinazione, alle radiazioni solari (temp. da 20° a 30°), vediamo dopo un certo periodo di tempo (1' a 5') i movimenti ambulatori del segmento posteriore farsi mano a mano sempre più rapidi ed energici e manifestarsi una coordinazione perfetta nel diffondersi delle onde di spostamento degli arti dal segmento posteriore al segmento anteriore, in modo da dare l'illusione che esso sia perfettamente integro. Riporto integralmente dal protocollo la seguente esperienza.

Esperienza XI. — 30 Dicembre 1909. — *Iulus* lunghezza cm 6,0 — diametro cm 0,6. A due centimetri e mezzo dall' estremo cefalico si fa l'ablazione delle zampe di due metameri; la locomozione permane; in corrispondenza di uno dei metameri privi di zampe si fa la sezione ventrale della catena gangliare; fuoriescono sangue e uova. Il movimento delle zampe nel segmento posteriore si presenta disordinato e lento; si espone l'animale alle radiazioni solari (temp. 30°); dopo alcuni secondi i movimenti ambulatori del tratto posteriore si fanno più rapidi e più energici e tendono a coordinarsi con quelli delle zampe del segmento anteriore. Dopo dieci minuti le zampe del secondo segmento hanno già acquistato un tono normale sicchè le locomozione generale dell' animale in nulla differisce da quella di un *Iulus* normale, e non si riconoscerebbe che la catena gangliare è interrotta se non si osservasse in corrispondenza del punto sezionato la mancanza degli arti. Infatti l'onda di movimento degli arti si propaga con perfetta coordinazione oltre il metamero sezionato, sicchè appena cessa il movimento di sollevamento ed avanzamento del primo paio di zampe del segmento posteriore comincia quello dell' ultimo paio del segmento anteriore e si propaga in avanti. Tale movimento coordinato persiste per qualche minuto dopo che l'animale è pervenuto nell' ombra, fuori d'azione delle radiazioni solari. Dopo 3 ore l'*Iulus* è trovato in stato di assopimento all' ombra. Stimolato si locomove; movimenti ambulatori insorgono negli arti del segmento posteriore quando si rende sensibile la trazione determinata dal segmento anteriore, ma sono deboli ed incerti sicchè la coordinazione normale più non si verifica.

Riporto un' altra esperienza la quale dimostra come anche quando la catena sia sezionata in più punti, la coordinazione dei movimenti locomotori può permanere inalterata.

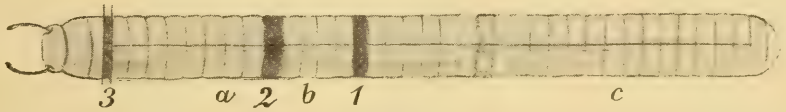


Fig. F.

Esperienza XV. — 6 Gennaio 1910. — *Iulus* (grande esemplare) lunghezza cm 8 — diametro cm 0,8. — Temperatura 12°. — Si seziona la catena gangliare ventralmente a 3 cm dall' estremo cefalico (Fig. F *1*) e una seconda sezione si fa 1 cm avanti (Fig. F *2*). L'animale risulta così diviso in tre segmenti i quali non sono fra loro in rapporto per vie nervose (Fig. F *a*, *b*, *c*). Dopo pochi minuti da che l'animale si comincia a muoversi, si può constatare una perfetta coordinazione della locomozione, estesa a tutti e tre i segmenti. Si decapita (in 3); il segmento *a* si arresta e tutto l'animale rimane immobile. Allora si espone il medesimo alle radiazioni solari (temp. 20°) e tosto insorgono movimenti di locomozione nettamente coordinati; si può rilevare che il momento in cui si ha il sollevamento e l'avanzamento delle ultime zampe del segmento *b* coincide col momento in cui quest' ultimo per l'avanzarsi del

segmento *c* è spostato passivamente in avanti. Tengo a fare rilevare, che il caso qui riferito è il solo in cui mi sia riuscito (tra i numerosi altri tentativi falliti) di separare in due punti la catena gangliare pur mantenendo in vita l'animale in condizioni tali da poter fare delle osservazioni prolungate.

È importante anche rilevare il fatto che, anche quando non si abbia per ragioni non precisabili (dovute forse ad un eccessivo trauma o ad una speciale debolezza dell' animale in esperimento) una vera e propria coordinazione, pure, ogni onda di locomozione delle zampe, che insorge nel primo segmento (cioè a dire, ogni trazione che il secondo segmento subisce per il progredire del primo), determina l'insorgere di movimenti di sollevamente e di avanzamento delle zampe degli ultimi metameri del secondo segmento.

Esperienza XVIII. — 2 Febbraio 1911. — *Iulus* lunghezza 8 cm — (temp. 20°) — Ore 12,15 — Si fa la sezione della catena gangliare a cm 3,5 dall' estremo cefalico. Dopo 1' si abbandona a se l'animale; esso comincia a locomoversi; per 2' si può constatare una perfetta coordinazione nel propagarsi dell' onda di sollevamento e spostamento delle zampe da un segmento all' altro attraverso il metamero sezionato. Alle 12,25 la coordinazione più non si presenta perchè le zampe del secondo segmento diventano lente e deboli nei movimenti; questa lentezza però si rileva evidente in corrispondenza dei primi metameri di esso più vicini alla sezione, laddove gli ultimi presentano ancora un tono considerevole quasi vicino al normale; infatti si può osservare che ad ogni onda di spostamento che insorge nelle ultime zampe del primo segmento ne insorge corrispondentemente una nelle ultime del secondo, che poi si arresta però a 1 cm dall' estremo caudale; se il segmento anteriore si arresta, ogni movimento negli arti del secondo segmento sparisce e si ripresenta solo quando il primo si muove nuovamente in avanti.

Interpretazione. Il permanere della locomozione dopo la sezione della catena nervosa dimostra che esistono meccanismi locali segmentali, i quali sono capaci di funzionare anche quando gli elementi nervosi centrali locali non si trovano più in diretta comunicazione cogli elementi sovrastanti. Mi preme di far rilevare la parte importante che prende nel determinarsi della coordinazione, dopo il taglio della catena, la trazione passiva che il segmento posteriore al taglio subisce in seguito ai movimenti attivi del segmento anteriore; questo fatto parla in favore della natura riflessa dei suddetti meccanismi ed è spiegato dalle osservazioni che ho potuto fare, come si vedrà, nell' eseguire l'analisi dei fenomeni riflessi degli arti dopo il taglio della catena gangliare.

Natura dell'azione esercitata dalle radiazioni solari sulla locomozione.

L'azione esercitata dalle radiazioni solari nel risollevare l'attività locomotoria degli arti è certo complessa. Senza escludere che le radiazioni luminose possano contribuire nel determinare il fenomeno, certo dobbiamo ammettere che la parte principale è dovuta dalle radiazioni termiche; infatti se si riscalda come io ho fatto il piano su cui l'*Iulus* si locomove, si può vedere l'attività locomotoria delle zampe ripresentarsi nel secondo segmento se prima mancava, e ristabilirsi una perfetta coordinazione nei movimenti locomotori tra le due metà del corpo.

Esperienza XXIII. — 15 Febbraio 1911. — *Iulus* lunghezza 8 cm — (temp. 20°) — Ore 9,15; l'animale alla luce diffusa della stanza è assopito e torpido nei movimenti. Si avvicina la fiamma di una candela alla superficie anteriore del piano cui l'*Iulus* si locomove; si può rilevare subito un aumento della rapidità della locomozione. — Ore 9,16; si seziona la catena a 3 cm dal capo; i movimenti locomotori della seconda metà del corpo si rallentano e si disordinano, mentre la prima metà la trae dietro a stento con grande lentezza. — Ore 9,18; si riscalda avvicinando la fiamma di una candela il piano su cui è posto l'animale; dopo pochi secondi questo comincia a muoversi più rapidamente; i movimenti delle zampe di tutto il corpo si fanno più rapidi e più energici, sparisce l'atonia degli arti del segmento posteriore al taglio e una perfetta coordinazione si stabilisce nel diffondersi dell' onda di avanzamento delle zampe attraverso il metamero sezionato. Si allontana la fiamma e il movimento ben tosto si rallenta, la coordinazione sparisce e l'animale si avanza lentamente trascinandosi dietro passivamente la seconda metà del corpo. Se si riscalda di nuovo il piano di locomozione, nuovamente si ripresenta un rapidissimo movimento progressivo dell' animale perfettamente coordinato, come se la catena gangliare fosse perfettamente integra, il quale torna a sparire tostochè si allontana l'azione calorifera della fiamma della candela; cosí si può ripetere per numerose volte la stessa osservazione con uguale risultato. Se però si produce un eccessivo riscaldamento insorgono contrazioni dei muscoli intermetamerici e contorsioni disordinate generali che disturbano ed impediscono la locomozione.

Interpretazione. Quanto al meccanismo per cui lo stimolo termico agisce, possiamo ammettere che esso sollevi l'eccitabilità delle cellule nervose e quindi risollevi indirettamente il tono prima depresso dei muscoli degli arti. Il fatto poi che l'attività locomotoria si risolleva e sparisce a seconda che si avvicini o si allontani lo stimolo termico ci dimostra che il disturbo della locomozione non è effetto dello shock, poichè

questo una volta sparito non dovrebbe più ripresentarsi; ma piuttosto deve considerarsi come dovuto a un' abbassamento dello stato tonico neuro-muscolare generale.

Il moto regressivo dopo la sezione della catena gangliare.

Il moto regressivo, che si presenta raramente nel normale, l'ho potuto osservare parecchie volte dopo la sezione della catena gangliare o dopo la decapitazione; quindi dobbiamo escludere che esso sia legato necessariamente all' attività dell' apparecchio gangliare esofageo.

Esperienza XXI. — 13 Febbraio 1911. — *Iulus*, lunghezza 5 cm. — Ore 10,10. Si seziona la catena gangliare a cm 1,5 dal capo; mancanza di coordinazione; ad ogni onda di spostamento e di sollevamento delle ultime zampe del primo segmento, ne insorge costantemente una nelle ultime del secondo segmento la quale non si propaga però in avanti. — Ore 10,13. Si separa con un taglio a tutto spessore, in corrispondenza del punto in cui si eseguì la sezione della catena, la prima dalla seconda metà del corpo; in quest' ultimo subito dopo il taglio insorgono movimenti regressivi degli arti perfettamente coordinati per la durata di 10 secondi, cessati i quali succede una completa immobilità.

I movimenti Locomotorii dei Metameri, che come vedemmo si accentuano, quando sia ostacolato in qualche modo il movimento progressivo dell' animale, non si presentano mai dopo che sia avvenuta la decapitazione o la sezione della catena gangliare; quindi essi sono in diretta dipendenza coll' apparecchio gangliare esofageo.

Esperimenti sull' azione dell' etere e del taglio a tutto spessore del corpo.

Invece di interrompere la catena gangliare col taglio ho ricorso in alcuni casi all' applicazione dell' etere in corrispondenza della superficie ventrale di alcuni metameri; però poichè non si può bene precisare fino a che punto gli effetti osservati sono dovuti alla interruzione della conduzione nervosa locale o all' azione generale derivata dalla diffusione del narcotico, abbandonai questo metodo dopo alcune esperienze. In genere però potei osservare come effetto quasi costante dell' applicazione dell' etere, un turbamento della coordinazione dei movimenti ambulatori, che si presentava accompagnato

dalla lentezza dei medesimi nella seconda metà del corpo analoga a quella che si ha in seguito al taglio.

Tentai pure molte volte di eseguire l'esperienza già fatta da Friedländer,[1]) Biedermann[2]) sui Lombrici, cioè la sezione a tutto spessore del corpo e la riunione dei due segmenti mediante fili; però a causa delle posizioni abnorme che sogliono assumere dopo il taglio i segmenti, non è possibile con questo metodo fare delle osservazioni esatte e conclusive.

Conclusioni.

Dalle riferite esperienze risulta: che;

I. La sezione della catena nervosa non abolisce la coordinazione dei movimenti ambulatorii degli arti tra i segmenti separati dal taglio in modo irreparabile.

II. L'azione delle radiazioni solari termiche fa riapparire la coordinazione dei movimenti degli arti tra i due segmenti del corpo separato dal taglio.

III. Nel segmento privato dei rapporti nervosi coll' apparecchio esofageo il movimento regressivo delle zampe è possibile; i movimenti locomotorii ausiliarii dei metameri invece non si presentano più.

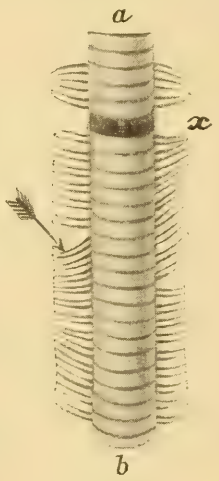


Fig. G.

Movimento di locomozione delle zampe del lato destro in seguito allo spostamento dall' avanti all'indietro di alcune zampe del lato sinistro nel punto indicato dalla freccia (riflesso della sensibilità muscolo-tendinea): in *x* fu sezionata la catena gangliare.

III. Riflessi osservati nei singoli segmenti dopo la sezione della catena gangliare.

In una seconda serie di esperienze ho studiato i riflessi che si destano nell' animale decapitato o a catena nervosa sezionata, in seguito all' azione di svariati stimoli.

Riflessi della sensibilità articolare e muscolare.

Ho potuto mettere in evidenza l'esistenza di riflessi delle zampe riferibili alla loro sensibilità articolare e muscolare. Questo fatto mi sembra degno di considerazione, poichè nessun autore ha

1) Friedländer, B., l. c.

2) Biedermann, Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 102, 1904.

finora nettamente dimostrato l'esistenza di una sensibilità articolare negli invertebrati. Essi ci dicono per quale ragione, la coordinazione può persistere dopo che sia stata sezionata la catena nervosa.

Il fatto principale che ho rilevato è rappresentato dall' insorgere del riflesso della locomozione progressiva in seguito alla posizione di inclinazione verso l'estremo caudale che si faccia assumere passivamente agli arti; infatti, spostando o inclinando dall' avanti all' indietro una o più zampe, insorgono costantemente negli arti del lato opposto normali tipici movimenti di deambulazione, i quali si possono anche osservare in quelli dello stesso lato anteriori o posteriori a minore o maggiore distanza dai primi (Fig. G).

Interpretazione. A dimostrare che sia lo spostamento dell' arto dall' avanti all' indietro (e quindi indirettamente la sensibilità articolare muscolare) la quale agisce per sè nel destare tale riflesso e che questo non sia da attribuire alla stimolazione tattile contemporanea valgono gli effetti delle stimolazioni tattili: se, ad esempio, si esegue una semplice pressione sull' estremità di una o più zampe, si ottiene una vivace reazione, la quale però ha un carattere fondamentalmente diverso; il corpo, infatti, si avvicina al terreno dal lato in cui fu eseguita la stimolazione tattile e se ne allontana dal lato opposto, laddove le zampe di questo lato si sollevano contemporaneamente e si estendono e rimangono così estese per alcuni secondi; solo dopo qualche secondo può osservarsi l'insorgere di onde di locomozione nelle zampe.

Lo stesso fatto con qualche lieve differenza si può osservare, se le zampe vengono spostate dall' indietro in avanti, sebbene in questo caso si verificano dopo l'estensione abnorme delle zampe accentuate onde di locomozione degli arti.

Riflessi della sensibilità tattile e termica.

È notevole il fatto che, se l'animale è in posizione anormale o poggia col dorso sul piano di locomozione, e si faccia scorrere uno specillo lungo la superficie ventrale delle zampe non si osserva che un movimento di adduzione più o meno accentuato di esse, laddove se si sfiora la loro superficie dorsale, anche senza determinare alcun spostamento si può subito osservare, l'insorgere del cosidetto riflesso di posizione, l'animale cioè assume la normale posizione di locomozione, per cui il ventre si volge in basso e l'estremità degli arti si fa aderente al terreno; il riflesso però si presenta più netto se nello stesso tempo, oltre alla stimolazione

tattile delle zampe, se ne esegue lo spostamento in avanti o all' indietro.

Una spiccata sensibilità agli stimoli tattili presentano i metameri caudali; i più lievi stimoli tattili, che non danno luogo ad alcuna reazione, se applicati alla superficie dorsale degli altri metameri, applicati sugli ultimi, sono capaci di determinare l'insorgere di onde di spostamento nelle zampe di tutti i metameri anteriori; spesso invece, determinano incurvamento a concavità ventrale di tutto il segmento, tanto più evidente, quanto minore è la lunghezza di quest' ultimo.

La stimolazione tattile della superficie del dorso, determina un movimento di sollevamento degli arti esteso ad un numero variabile di segmenti, sollevamento tanto più accentuato, quanto più lateralmente si porti lo stimolo e durante il quale, l'arto si mantiene in direzione perpendicolare all' asse longitudinale del corpo.

Riferisco per esteso dal protocollo un' esperienza, facendo osservare che i risultati di cui sopra ho parlato rappresentano la sintesi di quelli ottenuti da numerosissime esperienze e osservazioni analoghe che per brevità non trascrivo.

Esperienza XX. — 2 Febbraio 1911. — Temperatura 20. — *Iulus*, lunghezza 6 cm. — Luce diffusa della stanza. — Si seziona nel punto medio il corpo a tutto spessore; il segmento privo di capo adagiato sul dorso presenta movimenti disordinati degli arti; se con uno spillo si sfiora la superficie ventrale delle zampe senza produrre alcuno spostamento si presenta un movimento di adduzione degli arti corrispondente a molti metameri; se si spostano le zampe all' indietro ben presto il segmento abbandona la posizione abnorme e assume la posizione normale di locomozione a superficie ventrale in basso; un leggero stimolo tattile portato sull' ultimo metamero determina l'insorgere di movimenti locomotori e in seguito un incurvamento di tutto il segmento dal lato ventrale; basta però inclinare alcune zampe spostandole verso l'indietro perchè il segmento riassuma immediatamente la normale posizione di locomozione e si locomova per alcuni secondi. Se si avvicina all' estremo posteriore uno specillo arroventato, insorgono contrazioni energiche dei muscoli intermetamerici per cui si ha un incurvamento pronunciatissimo quasi a semicerchio di tutto il segmento fino a che l'estremo caudale viene quasi a contatto coll'estremità anteriore del medesimo. La spostamento delle zampe dall' avanti all' indietro fa ben tosto ripresentare la sua posizione normale di locomozione; premendo sull' estremo di una zampa il corpo si avvicina al terreno dal lato stimolato, il lato opposto si solleva mentre le zampe corrispondenti si sollevano e si estendono rimanendo per alcuni minuti perpendicolari all' asse longitudinale dell' animale; un' effetto analogo si ottiene se si spostano in avanti le zampe; esso è accompagnato però dall' insorgere successivo di onde locomotorie negli arti del lato opposto.

Riflessi della sensibilità termica. Gli stimoli termici come abbiamo visto se sono leggeri servono a sollevare l'eccitabilità riflessa delle zampe; se sono intensi invece determinano reazioni disordinate con movimenti di contrazione e di incurvamento ventrale o laterale dei metameri per cui l'animale perde la normale posizione dei locomozione, e finisce per giacere col dorso sul terreno.

Interpretazione. I Riflessi suddetti si attuano in parte secondo la legge di BAGLIONI, che io potei già riscontrare in altri invertebrati.[1]) Però esiste una categoria speciale di riflessi di difesa sinora non descritti (capovolgimento della normale posizione del corpo) su cui richiamo l'attenzione e che in una mia prossima publicazione mi propongo di illustrare diffusamente.

Riflesso di Raggomitolamento a Spirale. Ho indagato con numerose e pazienti osservazioni sperimentali quali fattori nervosi, stanno alla base dell' insorgere del suddetto riflesso, che, come è noto, è rappresentato da un raggomitolamento del corpo a spire concentriche, addossate secondo il loro asse dorso ventrale e aventi per centro il capo. Esso normalmente si presenta durante la stato di assopimento letargico dell' animale oppure può insorgere, quando si eserciti sul segmento cefalico una pressione o uno stimolo energico. Dopo l'asportazione del capo e del segmento occipitale ho osservato che, il riflesso di raggomitolamento insorge, se si esercitano con uno specillo metallico sottile ripetute compressioni sui primi tre metameri; però cessata la stimolazione, il corpo riassume la sua normale posizione di locomozione. Asportando i primi tre metameri ed eseguendo ripetute compressioni sui primi metameri del segmento rimanente dopo tale asportazione, più non si presenta il riflesso caratteristico a spirale. Si può, è vero, osservare spesso un accentuato incurvamento ventrale del corpo, ma questo non rappresenta un vero riflesso di raggomitalamento poiché, oltre che insorgere più tardivamente che non quando sono presenti i 3 primi metameri, non è così accentuato in modo che il corpo descriva una circonferenza e mezza, come avviene nel primo caso. Riferisco dal protocollo la seguente esperienza tra le altre numerose analoghe.

Esperienza XXV. — 25 Febbraio 1911. — *Iulus* lungo 6 cm. — Si locomove lentamente, premendo sul capo i primi metameri tendono ad

1) CLEMENTI, ANTONINO, Sull' attuazione della Legge di Baglioni sui riflessi da stimoli nocivi nella Forficula Auricularia, in: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 13, 1911.

attorcigliarsi. Si asporta il segmento cefalico ed occipitale; l'animale si locomove all' indietro, quindi acquista una direzione rettilinea mentre solo i primi metameri appariscono leggermente incurvati in basso. Con uno specillo si fanno ripetute pressioni sui primi metameri; si desta il riflesso di incurvamento a spirale, il corpo descrive una circonferenza e mezza intorno al primo metamero preso come centro. Se si stimola con un leggero tocco l'ultimo metamero o le zampe, il riflesso sparisce e l'animale comincia a muoversi; se si eseguono ripetute pressioni sui primi tre metameri il riflesso insorge nuovamente; asportando questi ultimi e premendo sui primi metameri residuali si ottiene un incurvamento del corpo pronunciato, ma un vero e proprio incurvamento a spirale manca.

Interpretazione. L'insorgere del riflesso dopo la decapitazione in seguito alla compressione dei 3 primi metameri e la sua mancanza dopo la loro asportazione (non potendosi essa attribuire all' accorciamento del corpo di 3 o 4 mm che ne deriva, trascurabile di fronte alla totale lunghezza dell' animale) ci induce ad ammettere che nella porzione di catena nervosa dei 3 primi metameri siano contenuti centri nervosi immediati per tale riflesso. La breve durata del riflesso nell' animale decapitato è da riferirsi alla assenza dell' apparecchio gangliare esofageo; e verosimilmente l'azione tonica, che è una delle funzione principali dell' apparecchio esofageo [1]) rende duraturo il riflesso, che si compie per l'attività dei suoi centri immediati posti nei primi tre metameri.

Questo fatto potrebbe rappresentare un fenomeno di natura fisiologica, che giustificherebbe la inclusione del riflesso di attorcigliamento a spira dei Diplopodi nella categoria dei cosidetti „tonischen Reflexe“ che Verworn [2]) ha studiato negli Uccelli e negli Anfibii. D'altra parte la esistenza di centri immediati pel riflesso di attorcigliamento a spira nella porzione della catena nervosa ventrale compresa nei 3 primi metameri é un fatto degno di rilievo. La maggior parte dei Zoologi infatti (poiché le idee contrarie espresse in proposito da Rossi [3]) e combattute da Silvestri [4]) non sono

---

1) Jordan, H., Tonus und Erregbarkeit. Die regulierende Funktion des Cerebralganglion, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 110, p. 533.

2) Verworn, Max, Beiträge zur Physiologie des Centralnervensystems. I. Theil. Die sogenannte Hypnose der Thiere. Jena 1898.

3) Rossi, G., Sulla organizzazione dei Miriapodi, in: Ric. Lab. Anat. norm. Università Roma, Vol. 9, fasc. 1, 1902.

4) Silvestri, Critiche di lavori sull' anatomia dei Miriapodi, in Redia, Vol. 1, fasc. 2.

accettate generalmente) considera la regione anteriore del corpo dei Diplopodi, costituita dai 3 primi metameri, come un torace, e la omologa al torace degli insetti. L'esistenza in questi metameri di centri nervosi capaci di destare un riflesso che interessa tutto il corpo dell'animale, rappresenta una condizione di superiorità di questa parte del corpo rispetto agli altri metameri e un fatto di natura funzionale, che si aggiunge a quelli di natura morfologica, per giustificare tale omologazione.

Conclusioni.

Dalle riferite esperienze risulta, che:

I. Lo spostamento passivo all'indietro degli arti determina un onda di movimento in avanti degli arti del lato opposto.

II. La decapitazione non abolisce completamente il riflesso di attorcigliamento a spira; esso si ottiene per prolungate compressioni sui 3 primi metameri, ma non è duraturo come nel normale. L'asportazione di questi metameri rende impossibile il manifestarsi del riflesso in quistione.

III. La reazione agli stimoli tattili e termici cambia di forma col variare della intensità dello stimolo.

IV. Considerazioni generali.

Tra i fatti, che emergono dai risultati delle presenti ricerche, alcuni sono meritevoli di speciale considerazione.

I. — La possibilità del permanere di una locomozione coordinata tra le diverse parti in cui risulta diviso l'animale, dopo la sezione della catena nervosa, dimostra che il fenomeno della coordinazione dei movimenti ambulatori degl'Iulidi non è dipendente da centri nervosi coordinatori superiori, ma che esso può attuarsi in virtù di meccanismi nervosi, che hanno una disposizione segmentale.

II. — L'insorgere dei movimenti delle zampe di un lato in seguito allo spostamento passivo all'indietro delle zampe del lato opposto ci illumina intorno alla natura di tali meccanismi; esso ci dimostra, che esiste anche negli invertebrati una sensibilità interna muscolare-articolare e che i fattori, i quali regolano la coordinazione dei movimenti ambulatori dei Iulidi, sono fondalmentalmente analoghi a quelli messi in evidenza nel colombo a

midollo lombare isolato per quanto riguarda i riflessi della locomozione dal Singer [1]) e dal Baglioni & Matteucci [2]) e per quanto riguarda i riflessi combinati del codrione e degli arti in rapporto alla equilibrazione dal Clementi [3]).

Il fatto che una tale posizione di inclinazione è assunta dalle zampe del segmento posteriore al taglio passivamente e sincronicamente ad ogni movimento di avanzamento del segmento anteriore, ci dà la spiegazione del permanere della coordinazione dopo la sezione ventrale della catena gangliare. L'esistenza poi di tale riflesso ci fa comprendere perchè la locomozione quando sia iniziata può continuare per un certo periodo di tempo dopo il cessare dello stimolo, ci fa pensare inoltre alla presenza di fibre nervose, le quale riuniscono punti simmetrici delle due parti opposte della catena nervosa, che finora la semplice indagine morfologica non ha messo bene in evidenza. [4])

III. — Il manifestarsi passeggero del riflesso di incurvamento a spirale dopo la decapitazione e la sua mancanza dopo l'asportazione dei primi tre metameri del corpo, ci dimostra, che nei gangli rispettivi sono contenuti i centri immediati di tale riflesso. Tali metameri dunque hanno assunto una posizione funzionale più elevata rispetto agli altri metameri del corpo; questo fatto rappresenta un fenomeno di natura fisiologica, il quale è in armonia con i fatti di natura morfologica e filogenetica noti. La necessità della presenza dell' apparecchio esofageo per il prolungamento del riflesso come nel normale, fa pensare, che sia necessaria la azione tonica, che normalmente è esercitata su tutto il sistema nervoso dall' apparecchio gangliare esofageo per l'attuazione completa del riflesso e permette di farlo rientrare nella categoria dei „Tonischen Reflexe" di Verworn.

IV. — Sinteticamente possiamo affermare, rispetto alla distribuzione e alla localizzazione delle funzioni sensitivo-motrici nel

---

1) Singer, Zur Kenntnis der motorischen Funktionen des Lendenmarkes der Taube, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., Vol. 89, Abt. 3, p. 167, 1884.

2) Baglioni, S. e Matteucci, Sui riflessi del midollo lombare del colombo, in: Arch. Fisiol., Vol. 8, Fasc. 1, 1909.

3) Clementi, Antonino, Analisi sperimentale di alcuni riflessi del midollo lombare del colombo, ibid., Vol. 8, Fasc. 6, 1910.

4) Rossi, G., Sul sistema nervoso sotto-intestinale dei Miriapodi, in: Rendic. Accad. Lincei, Vol. 10, 1901.

sistema nervoso centrale dei Diplopodi, che l'apparecchio gangliare esofageo è sede dei Centri Superiori sensitivi, motori, e tonici, la catena nervosa ventrale dei primi 3 metameri è sede dei Centri Immediati del Riflesso di attorciglianento a spira e nel resto della catena nervosa sono distribruiti i Centri Segmentali, che regolano la coordinazione mediante riflessi determinati dalla sensibilità tattile e muscolo-tendinea.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge.

III. Veränderungen an den Copulationsorganen unter dem Einfluss von Kälte.

Von

Peter Kosminsky.
(Laboratorium des Zool. Museums der Universität Moskau).

Mit Tafel 4.

Meine Versuche im Jahre 1910 bildeten die unmittelbare Fortsetzung meiner früheren Experimente [1]), d. h. ich war bemüht zu bestimmen, welche Organe unter der Einwirkung äußerer Einflüsse sich verändern können. Mangel an Zeit zwang mich, mich auf Untersuchungen der Einwirkung langdauernder Kälte auf die Puppe zu beschränken. Diese Untersuchungen wählte ich deshalb, weil ich in ähnlichen Fällen stets die interessantesten Resultate erzielte.

Es wurden im ganzen 2 Versuchsreihen ausgeführt:

1. Einfluß einer Temperatur von etwa 0 ° C (und mehr) auf die Puppe im Verlaufe von 30 Tagen.

2. Einfluß einer höheren Temperatur (etwa + 10 ° C) im Verlaufe von 45—57 Tagen.

Leider gelang es mir nicht, den 1. Versuch streng durchzuführen. Die Schachteln mit Puppen von *Stilpnotia salicis* L. [2]) in einem Alter

1) P. Kosminsky, Weitere Untersuchungen über die Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Physiol., 1911.

2) Aus Moskau.

von etwa 1 Tage wurden in den Eiskeller direkt aufs Eis gestellt und befanden sich in dieser Lage etwa 3 Wochen, doch schmolz das Eis zu Ende dieser Frist, so daß der Versuch in seinem weiteren Verlaufe bei bedeutend höherer Temperatur seinen Fortgang nahm.

In meinem früheren Artikel wies ich darauf hin, daß bei einer Einwirkung einer Temperatur von etwa 0° C auf die Puppen von *Stilpnotia salicis* im Verlaufe von 29 Tagen es mir gelang, eine Veränderung der Form der Brust, des Kopfes, der Extremitäten usw. zu erreichen. Damals wurde der Versuch an einer geringen Zahl von Exemplaren durchgeführt. Seine Wiederholung war, wie wir eben sahen, nicht von Erfolg begleitet, und an Veränderungen gelang es nur eine Verdickung des Femurs an allen Beinen (ohne Verkürzung, die bei den früheren Versuchen statthatte) zu erreichen. Diese Veränderung war bei einem bedeutenden Prozentsatz von Versuchstieren zu verzeichnen.

Besser gelungen war der Versuch über den Einfluß einer mäßigeren Kälte auf die Puppen. Zum Versuche wurden 400 1 Tag alte Puppen von *Abraxas grossulariata* L. genommen.[1]) Sie kamen auf eine Zeit von 3—15 Tagen in den Eisschrank, bei einer Temperatur von + 10° C. Dann wurden die Puppen in einen anderen Raum gebracht, wo die Temperatur etwas höher war, etwa + 11° C, und verblieben dort so lange, bis die Schmetterlinge auszukriechen begannen (aus Puppen, die längere Zeit als andere dem Versuche unterzogen wurden). Der 2. Teil des Versuches dauerte 42 Tage. Somit umfaßte der Versuch 45—57 Tage, wobei in einem Falle die ganze Entwicklung im Verlaufe des Versuches vor sich ging; in anderen Fällen fand das Endstadium der Entwicklung bei Zimmertemperatur (in 1—9 Tagen) statt. Der Aufenthalt im Zimmer wirkte im gegebenen Falle nicht beschleunigend auf die Entwicklung. Obwohl in einigen Fällen das Puppenstadium bei Exemplaren, die einige Zeit vor dem Auskriechen im Zimmer zugebracht hatten, weniger als 57 Tage (etwa 55 Tage) dauerte, so kamen auch Fälle bis zu 60 Tagen Dauer vor.

In der früheren Arbeit wies ich darauf hin, daß die Kälte auch Veränderungen an den Copulationsorganen hervorrufen kann (eine geringe Verblassung der Lamina dentata an der Bursa copulatrix bei *S. salicis* unter der Einwirkung einer Temperatur von

1) Von Raupen erhalten, die bei Warschau kurz vor der Verpuppung gesammelt waren.

0° C auf die Puppe im Verlaufe von 29 Tagen). Natürlich war mein Hauptzweck zu untersuchen, ob nicht Veränderungen an diesen Organen stattfanden, und in der Tat zeigten meine Versuche, daß solche vorkamen und zwar ziemlich bedeutende. Zum Vergleich besaß ich 241 (115 ♂♂ und 126 ♀♀) normale Exemplare von *A. grossulariata* aus Warschau und Umgebung von den Raupen, die ungefähr so behandelt wurden wie die Raupen, deren Puppen dem Experiment unterworfen waren. Außerdem hatte ich 30 Exemplare aus verschiedenen Gegenden Rußlands und 60 aus STAUDINGER's Schmetterlingshandlung (die letzteren ohne jegliche Daten).

Bei der Untersuchung ergab sich, daß die Copulationsorgane von dieser Art in normalen Verhältnissen stark variieren. Um den möglichen Fehler zu vermeiden, war ich gezwungen, nur diejenigen Formen als unter dem Einfluß der Kälte verändert anzusehen, die sich stark von den normalen unterscheiden.

Dergleichen Formen fanden sich unter den Copulationsorganen der dem Experiment unterworfenen Männchen nicht vor.

An den Copulationsorganen der Weibchen ging eine Veränderung der Lamina dentata und der Lamelle, welche das Ostium der Bursa copulatrix bedeckt (Lodix nach PIERCE [1]), vor sich.

Die Lamina dentata ist unter normalen Verhältnissen sehr variabel. Ihre Form ist ungefähr folgende: eine ziemlich dunkel gefärbte Chitinlamelle von brauner Farbe, von mehr oder weniger runder Gestalt, an den Rändern stark ausgeschnitten, ihre ins Innere des Bursa copulatrix gewandte Oberfläche ist mit einigen Dornen besetzt. Alle Teile können stark variieren: zuweilen sind die Zähne an den Rändern sehr groß und tragen den sehr ausgeprägten Charakter von Dornen (Taf. 4 Fig. 2), in anderen Fällen sind sie unregelmäßig und nicht stark ausgeprägt (Taf. 4 Fig. 4), ihre Zahl ist sehr unbestimmt; die Zahl der Dornen auf der Oberfläche der Lamelle variiert stark, selten fehlen sie gänzlich; auf der einfarbigen braunen Oberfläche der Lamelle können durchsichtige Stellen auftreten (Taf. 4 Fig. 3), oder sie erscheint körnig (Taf. 4 Fig. 4); oft zeigen sich auf der Lamina Falten; zwischen ihnen und den Dornen findet man verschiedene Übergangsformen.

Die Abänderungen unter Einwirkung von Kälte gehen in folgender Richtung vor sich: die Färbung wird blasser, geht in den äußersten

1) PIERCE, Genitalia of Noctuidae, Liverpool 1908.

Formen ganz verloren, und die Lamelle wird durchsichtig (Taf. 4 Fig. 5); danach werden die Dornen kleiner, die Falten werden weniger tief, die Zähne an den Rändern sind schwach ausgeprägt oder schwinden ganz (Taf. 4 Fig. 6); die ganze Lamelle wird dünner. Überhaupt weist die Lamina dentata bei den veränderten Exemplaren klare Anzeichen unvollständiger Entwicklung auf.

Diese Veränderung findet man bei einer bedeutenden Anzahl der dem Versuche unterworfenen Schmetterlinge. Nach meinen Berechnungen, die ich in Rücksicht auf die oben angeführten Erwägungen mit großer Vorsicht ausführte, indem ich als Abänderungen nur scharf von den normalen Formen sich unterscheidende ansah, sind derartiger Abänderungen nicht weniger als 50 % festgestellt.[1])

Das allgemeine Blaßwerden, die unvollständige Entwicklung der Lamina dentata hängt gar nicht mit der unvollständigen Entwicklung des Chitins zusammen (an den übrigen Körperteilen); im Gegenteil ist das Chitin an anderen Teilen zuweilen stärker entwickelt als unter normalen Verhältnissen, eine Erscheinung, auf die ich schon in meiner früheren Arbeit über diese Frage hinwies.[2])

Die Lamelle, welche das Ostium bursae bedeckt, ist auf der Fig. 7 dargestellt; sie stellt eine Platte mit fast parallelen Seiten und ziemlich starkem Ausschnitt auf dem hinteren Rande dar. Die Tiefe des Ausschnitts ist sehr unbestimmt. Von dieser Form können kleine Abweichungen stattfinden: der Rand des Ausschnitts kann etwas gewellt, die relative Größe der ganzen Lamelle etwas geringer sein; überhaupt variiert diese Lamelle bedeutend weniger als die Lamina dentata. Nur bei einem Exemplar[3]) von den 171 normalen, die in meinem Besitze sind, fand ich scharfe Abweichungen von der beschriebenen Form: den gezähnten Rand der Ausschnitte. Diese Form wird bei einer großen Anzahl der Exemplare angetroffen, die dem Versuche unterworfen wurden, und ich bin geneigt anzunehmen, daß vielleicht irgendwelche äußeren Einflüsse diese Veränderungen hervorriefen. Diese Annahme hat viel für sich, da wir sehen, daß sogar eine unbedeutende Veränderung der normalen Verhältnisse

1) Die Dauer des Versuches zeigte keinen besonderen Einfluß auf den Prozentsatz der Abänderungen; nur bei den Schmetterlingen, die noch während des Versuches auskrochen, wurde keine Veränderung des Copulationsorgans wahrgenommen — möglicherweise ist das bloß ein Zufall.

2) in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Physiol., 1911.

3) Dieses Exemplar habe ich von STAUDINGER erhalten, und seine Abstammung ist unbekannt.

(wie bei unseren Versuchen) eine Abänderung an verschiedenen Teilen des Organismus hervorrufen kann.[1])

Das prozentuale Verhältnis bei den (173) dem Versuche unterworfenen Exemplare ist folgendes: Lamelle mehr oder weniger normal bei 26%; die übrigen 74% stellen Abänderungen dar, die in verschiedener Richtung gehen und in allen Fällen sich scharf von den normalen Exemplaren unterscheiden.

Im allgemeinen kamen folgende Veränderungen vor: es trat eine große Menge von Falten auf; infolgedessen ist der Hinterrand mit Zähnen besetzt; oft ist die Lamelle stark unsymmetrisch; zuweilen ist der Hinterrand gar nicht konkav.

In einer anderen Richtung gingen die Veränderungen vor sich, die auf der Taf. 4 Fig. 8 und 9 dargestellt sind: im ersteren Falle ist die Lamelle stark verschmälert, und am Hinterrande ist sie, statt konkav zu sein, konvex; in einem anderen Falle ist sie stark verkürzt, die Konkavität ist sehr unbedeutend und nimmt nur einen Teil des Hinterrandes ein.

Wie wir bei der Beschreibung der Lamina dentata sahen, besteht zwischen den Falten und Dornen eine Reihe von Übergängen, und im gegebenen Falle führte das Auftreten einer großen Zahl von Falten zur Bildung wirklicher Dornen. Auf der Taf. 4 Fig. 10 sehen wir eine sehr interessante Veränderung: die Lamelle hat eine fast regelmäßige Form, nur ist die Konkavität nicht ganz symmetrisch; aber nicht weit von den hinteren Winkeln finden sich zu beiden Seiten recht gut ausgeprägte Dornen, besonders der eine auf der linken Seite (auf der Abbildung auf der rechten) ist sehr gut ausgebildet.[2])

Somit sehen wir, daß die Veränderung der Lamelle an dem Ostium bursae in ganz entgegengesetzter Richtung stattfand, im Vergleich zur Lamina dentata. In der Tat sehen wir im Falle der Lamina dentata ein Blaßwerden des Chitins, eine Verkleinerung der Dornen, ein Schwinden der Falten, bei der Lamelle, welche das Ostium bursae bildet, umgekehrt eine Vermehrung der Falten, das

1) Außer den Ergebnissen der besprochenen Versuche kann ich auf Veränderungen in der Färbung, der Schuppen und Fühler hinweisen, die ich in meinen früheren Arbeiten behandelte (in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Syst., 1909).

2) Außer den Copulationsorganen veränderten sich etwas die Zeichnung und Farbe (bei wenigen Exemplaren) und die Schuppen. Die Abweichungen bieten nichts Neues oder Interessantes dar.

Erscheinen von Dornen, zuweilen eine Verdickung des Chitins, aber niemals ein Dünnerwerden oder Verblassen. Wenn wir alle Veränderungen der Lamina dentata als Resultat der hemmenden, schädlichen Wirkung der Kälte ansehen können, so müssen wir im Falle der Lamelle am Ostium bursae etwas Entgegengesetztes erkennen, hier schwinden die normalen Merkmale nicht, bleiben nicht auf jüngeren Stadien der Entwicklung stehen, sondern es treten neue auf. Zu erklären, weshalb bei ein und demselben Schmetterlinge fast an ein und derselben Stelle in dem einen Falle eine unvollständige Entwicklung, im anderen Falle das Auftreten neuer Merkmale stattfindet, ist nach den gefundenen Daten einstweilen unmöglich und gehört auch nicht zur direkten Aufgabe unserer Versuche.

Wir hatten die Frage gestellt, ob sich die Copulationsorgane unter der Einwirkung äußerer Einflüsse verändern können. Die Antwort ist eine positive: ja, sie können sich verändern, und dabei erscheinen in manchen Fällen neue Merkmale.

Juli 1911.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 4.

Fig. 1—4. Lamina dentata von normalen Weibchen von *Abraxas grossulariata*.

Fig. 5 u. 6. Laminae dentatae von *Abr. grossulariata*, verändert durch Kälteeinwirkung auf die Puppen. Das Experiment dauerte 54 Tage; die Falter schlüpften 5 Tage nach der Beendigung des Versuchs aus.

Fig. 7. Die das Ostium bursae bei normalen *Abr. grossulariata* bedeckende Lamelle.

Fig. 8. Dieselbe, verändert durch Kälteeinwirkung auf die Puppen. Das Experiment dauerte 56 Tage; der Falter schlüpfte 1 Tag nach der Beendigung des Versuchs aus.

Fig. 9. Dsgl. Das Experiment dauerte 55 Tage; der Falter schlüpfte 5 Tage nach der Beendigung des Versuchs aus.

Fig. 10. Dsgl. Das Experiment dauerte 54 Tage, der Falter schlüpfte 5 Tage nach der Beendigung des Versuchs aus.

a Rand der Lamina dentata. *b* Hülle der Bursa copulatrix.
v (Fig. 7—10) Ductus bursae copulatricis.

Fig. 1—6 sind bei Mikr. Reichert Ok. 2, Obj. 3, Fig. 7—10 bei Leitz Ok. 1, Obj. 2 ausgeführt.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

Physiologie des Menschen.

Von Dr. **Luigi Luciani,** Prof. der Physiologie und Direktor des physiologischen Instituts der k. Universität zu Rom. Ins Deutsche übertragen und bearbeitet von Prof. Dr. **Silvestro Baglioni** und Dr. **Hans Winterstein.** Mit einer Einführung von Dr. **Max Verworn,** Prof. der Physiologie und Direktor des physiolog. Instituts der Universität Göttingen.

Bd. I. Mit 254 teilw. farb. Abb. im Text. 1905. Preis: 12 Mark, geb. 13 Mark.
Bd. II. Mit 135 teilw. farb. Abb. im Text. 1906. Preis: 12 Mark, geb. 13 Mark.
Bd. III. Mit 289 teilw. farb. Abb. im Text. 1907. Preis: 16 Mark, geb. 17 Mark.
Bd. IV. Mit 365 teilw. farb. Abb. im Text. 1911. Preis: 20 Mark, geb. 21 Mark 50 Pf.

Biologisches Zentralblatt, 1905, Bd. XXV, Nr. 16:

. . . Herr L. nimmt seit Jahren einen ehrenvollen Platz unter den Forschern ein. In diesem Buche, das auf vier starke Bände berechnet ist, hat er mit eisernem Fleiß zusammengetragen, was ihn jahrelanges Studium der Literatur und eigene Untersuchungen über die Lebenserscheinungen des Menschen gelehrt haben. Wer an das Studium der Physiologie, nach Überwindung der ersten Schwierigkeiten herantritt, nachdem er sich aus einer Vorlesung und einem kurzen Kompendium die erste Übersicht verschafft hat, wird in L.'s Buch einen guten und vielfach anregenden Führer zu eingehenderer Kenntnis finden.

Lehrbuch der Experimentalphysik in elementarer Darstellung.

Von Dr. **Arnold Berliner.** Mit 2 lithogr. Tafeln (mit aufklappbaren Figuren) und 726 zum Teil farbigen Abbild. im Text. Zweite Auflage. 1911. Preis: 18 Mark, geb. 19 Mark 50 Pf.

Wiener klin. Wochenschrift, 1904, Nr. 7 (über die erste Auflage):

Bei der verhältnismäßig geringen Berücksichtigung der Physik im medizinischen Studienplan sind jene, welche trotzdem auf gründlichere physikalische Kenntnisse in Anbetracht ihrer Wichtigkeit für das Verständnis mancher physiologischer Vorgänge nicht verzichten wollen, hauptsächlich auf den Selbstunterricht durch Lektüre angewiesen. Damit derselbe jedoch erfolgreich sei, ist der Gebrauch eines Lehrbuches von ganz bestimmten Eigenschaften unerläßlich. Die wichtigsten derselben sind: ziemliche Ausführlichkeit, aber nicht ermüdende Darstellungsweise, die möglichste Vermeidung weitläufiger oder über das Elementare hinausgehender mathematischer Entwicklungen, für welche dem Mediziner meistens sowohl Interesse als Vorbildung fehlen. Endlich wird man von einem solchen Buche einen modernen Standpunkt und die Berücksichtigung der für den Mediziner wichtigen, neueren Forschungen verlangen.

Diesen Forderungen wird das Buch Berliners in vollem Maße gerecht. Unter Vermeidung aller Pedanterie und Trockenheit versteht es der Verfasser, stets ausgehend von den alltäglichen Erscheinungen, den Leser mit Leichtigkeit durch verwickelte Probleme zu führen und wenn er auch öfter auf einen strengen Beweis eines Naturgesetzes verzichten muß, so weiß er doch die Richtigkeit der Thesen so plausibel zu machen, daß ein Gefühl des Unbefriedigtseins im Leser nicht aufkommt.

Die Analyse der Empfindungen und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen.

Von Dr. **E. Mach,** emer. Professor an der Universität Wien. Sechste, vermehrte Auflage. Mit 38 Abbildungen. 1911. Preis: 5 Mark, geb. 6 Mark.

Inhalt: I. Antimethaphysische Vorbemerkungen. — II. Über vorgefaßte Meinungen. — III. Mein Verhältnis zu R. Avenarius und anderen Forschern. — IV. Die Hauptgesichtspunkte für die Untersuchung der Sinne. — V. Physik und Biologie. Kausalität und Teleologie. — VI. Die Raumempfindungen des Auges. — VII. Weitere Untersuchungen der Raumempfindungen. — VIII. Der Wille. — IX. Eine biologisch-teleologische Betrachtung über den Raum. — X. Beziehungen der Gesichtsempfindungen zueinander und zu anderen psychischen Elementen. — XI. Empfindungen, Gedächtnis und Assoziation. — XII. Die Zeitempfindung. — XIII. Die Tonempfindung. — XIV. Einfluß der vorausgehenden Untersuchungen auf die Auffassung der Physik. — XV. Die Aufnahme der hier dargelegten Ansichten. — Zusätze. — Sachregister. — Namenregister.

Machs bekanntes Buch gehört zu denen, die zur Zeit ihres ersten Erscheinens viel zu weit vorgeschritten waren, um sogleich Beachtung zu finden. 14 Jahre dauerte es, bis der ersten Auflage eine zweite folgen konnte, seit der zweiten wird in immer kürzerer Zeitspanne jeweils eine neue notwendig. Die vorliegende sechste Auflage weist einige Ergänzungen auf. Sie wird weiter dazu beitragen, einige Grundfragen der Psychologie, und zwar die allerinteressantesten in weitere Kreise der Gebildeten zu tragen. Denn dieses Werk dient in gleicher Weise den Fachgelehrten wie dem denkenden Laien; es ist für Lehrer und Naturforscher, für Philosophen und Psychologen in gleicher Weise bedeutsam.

Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.

Handbuch

der

vergleichenden Physiologie.

Bearbeitet von

E. Babák (Prag), **S. Baglioni** (Rom), **W. Biedermann** (Jena), **R. du Bois-Reymond** (Berlin), **F. Bottazzi** (Neapel), **E. v. Brücke** (Leipzig), **R. Burian** (Neapel), **L. Fredericq** (Lüttich), **R. F. Fuchs** (Breslau), **S. Garten** (Gießen), **E. Godlewski** (Krakau), **C. Hess** (Würzburg), **J. Loeb** (New York), **E. Mangold** (Freiburg), **H. Przibram** (Wien), **O. zur Strassen** (Frankfurt), **R. Tigerstedt** (Helsingfors), **E. Weinland** (München), **O. Weiß** (Königsberg), **H. Winterstein** (Rostock).

Herausgegeben von

Hans Winterstein in Rostock.

Zweiter Band:

Physiologie des Stoffwechsels.

Erste Hälfte.

Mit 465 Abbildungen im Text.

1911. Preis: 35 Mark, in Halbfranz geb. 38 Mark.

Inhalt: **Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung.**
Von W. Biedermann, Jena.

I. Die Ernährung der Pflanzen und ihre Beziehungen zu der der Tiere. — II. Die Ernährung der Einzelligen (Protozoa). — III. Die Ernährung der Spongien. — IV. Die Ernährung der Coelenteraten. — V. Die Ernährung der Würmer. — VI. Die Ernährung der Echinodermen. — VII. Die Ernährung der Crustaceen. — VIII. Die Ernährung der Arachniden. — IX. Die Ernährung der Insekten (Hexapoda). — X. Die Ernährung der Mollusken. — XI. Die Ernährung der Fische. — XII. Die Ernährung der höheren Wirbeltiere.

Zentralblatt f. Physiologie, 1910, Bd. 24, Nr. 19:

Bei Durchsicht der bisher vorliegenden Lieferungen begegnen wir zunächst dem großen, von W. Biedermann in Jena bearbeiteten . . . Abschnitte über Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Derselbe stellt an sich ein monumentales Werk dar: — ein bewundernswertes Stück Lebensarbeit des auf dem Gebiete der vergleichenden Physiologie auch durch eigene Forschungsarbeit hochverdienten Autors. . . . Ein jeder Biologe wird die weitere Entwicklung dieses schönen Werkes mit dem größten Interesse verfolgen und es mag gestattet sein, der Hoffnung Ausdruck zu geben, daß die nachfolgenden Lieferungen sich auf dem hohen Niveau der ersten halten werden.

O. v. Fürth (Wien).

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG
FÜR
ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN
VON
PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN

EINUNDDREISSIGSTER BAND
DRITTES HEFT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1912

Inhaltsübersicht.

Seite

Greil, Alfred, Über allgemeine Richtlinien des Entwicklungs- und Vererbungsproblems 303

Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.

Soeben erschien:

Die Süßwasserfauna Deutschlands

Eine Exkursionsfauna.

Herausgegeben von

Prof. Dr. **Brauer** (Berlin).

Heft 14:

Rotatoria und Gastrotricha.

Bearbeitet von

Prof. Dr. A. Collin (Berlin), Dr. H. Dieffenbach (Leipzig), Dr. R. Sachse (Leipzig) und Dr. M. Voigt (Oschatz).

Mit 507 Figuren im Text.

1912. Preis: 7 Mark, geb. 7 Mark 60 Pf.

Verlag von R. Friedländer & Sohn in Berlin N.W. 6, Carlstr. 11.

Das Tierreich.

Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der recenten Tierformen.

Im Auftrage der Kgl. Preuß. Akademie der Wissenschaften zu Berlin herausgegeben von **Franz Eilhard Schulze.**

Soeben erschien: 28. Lieferung. (Hymenoptera.)

Apidae I. Megachilinae.

Bearbeitet von Dr. **H. Friese** (Schwerin i. M.).

XXVI und 440 Seiten Groß-Lexikon-Oktav mit 132 Abbildungen im Text.

Subskriptionspreis Mark 23,50 — Einzelpreis Mark 32,—.

Früher erschien über Hymenoptera: 24. Lieferung, **Cynipidae,** bearbeitet von K. W. von Dalla Torre (Innsbruck) u. J. J. Kieffer, (Bitsch). XXXV und 891 Seiten mit 422 Abbildungen. 1910.

Subskriptionspreis Mark 42,—, Einzelpreis Mark 56,—.

Die Fauna der deutschen Kolonien.

Herausgegeben vom Zoologischen Museum in Berlin.

Soeben erschienen:

Reihe V: **Die Schädlinge der Kulturpflanzen.**

Heft 1: Allgemeine Übersicht und Anleitung zum Beobachten, Sammeln und Konservieren von Dr. G. Aulmann. 30 Seiten. 1911. 8. Mark 1,20.

Heft 2: Die Schädlinge des Kaffees von Dr. G. Aulmann u. Dr. W. La Baume. 98 Seiten mit 62 Textfiguren. 1911. 8. Mark 2,40.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über allgemeine Richtlinien des Entwicklungs- und Vererbungsproblems.

Beiträge zur allgemeinen Physiologie der tierischen Entwicklung.

Von

Alfred Greil, Innsbruck.

Müsset im Naturbetrachten
Immer Eins wie Alles achten.
Goethe.

Wie vor nahezu vier Dezennien, als E. Haeckel die Vorrede zu seiner Gasträatheorie schrieb, so macht sich auch heutzutage in der modernen biologischen Literatur immer mehr das Bestreben geltend, alte und bewährte Bahnen, klare und leitende Gedanken der Pioniere der biogenetischen Forschung zu vernachlässigen und zu verlassen, um auf neuen Wegen alte Ziele zu erreichen. Die kausale Erkenntnis der Formgestaltung und Organisation war schon von Pander und C. E. v. Baer, den Pionieren der embryologischen Forschung, welche mit den beschränkten optischen Hilfsmitteln ihrer Zeit den schwierigen Anfang der Klarlegung der einzelnen Etappen und Erscheinungen dieses Geschehens in vollendeter Weise bewältigten, als das Ziel der Forschung erfaßt. C. E. v. Baer, der Altmeister der Entwicklungsgeschichte, erkannte in der Entwicklungsgeschichte „den wahren Lichtträger für die Untersuchung organischer Formen“ und definiert die Entwicklungsgeschichte als eine durchaus physiologische Wissenschaft, als „die Geschichte der wachsenden Individualität in jeglicher

Beziehung". Haeckel wies darauf hin, daß „die blosse Anatomie ohne die Entwicklungsgeschichte keiner wahren wissenschaftlichen Existenz fähig ist" und die Entwicklungsgeschichte — die Ontogenie — eine historische Wissenschaft sei und „die Erkenntnis der physikalisch-chemischen Ursachen" der Entwicklung — der Ontogenese — zum Ziele habe. „Wenn wir zu letzterer gelangen wollen, wenn wir also die Morphogenie wirklich kausal begründen wollen, so müssen wir notwendig auch an die Physiologie der Entwicklung uns wenden." Haeckel gelangt zu dem, nur absichtlich mißzuverstehenden Satze: „Die Fortpflanzung ist eine Ernährung und ein Wachstum des Organismus über das individuelle Maß hinaus, welche einen Teil desselben zum Ganzen erhebt." In diesem Nachsatze liegt der Kernpunkt des Phänomens: das Wachstum der Keimzellen, welches ein neues, von einer Zelle repräsentiertes Individuum schafft. C. E. v. Baer, Haeckel wiesen auch den Weg, wie die entwicklungsgeschichtliche Forschung, „das Fundament der ganzen Biologie" rationell diesen Zielen zustreben kann: den allumfassenden Vergleich der Entwicklungsformen der Organismenwelt, der großen gemeinsamen einheitlichen Entwicklungsbahnen, ihrer Leitwege und Varianten. C. E. v. Baer zeigte bereits in meisterhafter, stets vorbildlicher Weise, wie „Beobachtung und Reflexion" in einen unmittelbaren harmonischen Einklang zu bringen, wie eingehende, vorurteilsfreie Erwägungen über empirisch gemachte Befunde anzustellen sind. Er zeigte, daß Reflexionen sich aus der Beobachtung ergeben müssen und nicht in der induktiven Eruierung von Denkmöglichkeiten bestehen, wie also die durch eingehende Beobachtung geschöpfte Erfahrung bereits die angestrebten, das Wesen und die Bedingungen des Geschehens betreffenden Schlußfolgerungen ergebe und zur Reflexion berechtige. Der Vergleich der zahllosen Varianten der fundamentalen Entwicklungsprozesse, welche uns die Natur bei ungestörtem Geschehen — wie in einer endlosen Versuchsreihe — offenbart, wird auch die Lösung der allgemeinen Grundprobleme der Entwicklung ergeben und zugleich wichtige Beiträge zur Zellforschung liefern. Die mühsame deskriptive Detailarbeit, die sorgfältige Klarstellung des Ermittelten deckt, indem sie insbesondere beim Abzeichnen der Präparate, bei der Führung des Stiftes das Auge des Forschers auf alle die vielen Einzelheiten lenkt, auch schon bereits die Bedingungen auf, unter deren Zwang sich die Entwicklung vollzieht, womit die kausale Erkenntnis gewonnen ist. Diese Methodik, die gewissenhafte Deskription wird für alle Zeiten das souveräne Mittel der Forschung bleiben,

denn Reflexion läßt sich von der Beobachtung nicht trennen. — Nach Abstrich der speziellen Entwicklungsbedingungen treten dann die allgemeinen Bedingungen der gemeinsamen Entwicklungsbahnen in ihrer Variationsbreite hervor und repräsentieren das allgemeine Entwicklungsproblem. Haeckel hat mit weit ausschauendem Blick erkannt, daß die Fundamente zu solchem Vergleiche durch die Untersuchung freilebender Entwicklungsformen pelagischer Wirbelloser gelegt werden müssen. Nimmer müde hat er auf seinen Forschungsreisen den Strand von Helgoland, der kanarischen und dalmatinischen Inseln, die norwegische Küste, den Hafen von Smyrna und den felsenreichen Strand von Ajaccio abgesucht, um das kostbare Material für seine vergleichenden Forschungen zu gewinnen. Diese Untersuchungen haben zur Aufstellung der Gasträatheorie geführt, welche die Leitlinie für die schwierige Erforschung der ersten Entwicklungsstadien der Wirbeltiere abgibt, deren Ausbau und Vollendung nur in der von Haeckel in genialer Konzeption und geistvoller Intuition erschlossenen Weise möglich ist. Auf diesem breiten und gesicherten Wege einer umfassenden und gründlichen, vergleichenden, messenden Analyse des ungestörten Geschehens strebte Haeckel danach, in dem unermeßlich weiten, unbebauten Felde der Biogenie, mit Fritz Müller-Desterro auf der Darwin'schen Theorie fußend, die Erkenntnis der formbildenden physiologischen Funktionen der Vererbung und Anpassung zu gewinnen. In seiner Einleitung zur Gasträatheorie erkannte er, daß die Befriedigung des wissenschaftlichen Kausalitätsbedürfnisses bei der Erforschung der Biogenie erst dann zu erhoffen sei, wenn der direkte und kausale Zusammenhang zwischen der Phylogenie und der Ontogenie voll erkannt sein werde. Die Entwicklung rezenter Formen wird erst dann voll erfaßt und verstanden werden, wenn auch der phyletische Erwerb und der Wechsel des Bedingungskomplexes, welcher dieselbe beherrscht, in den Grundzügen klargelegt sein wird, wozu der allumfassende Vergleich der Ontogenese rezenter Formen vollauf ausreichende Anhaltspunkte gewährt. In vollendeter Vielseitigkeit ist Haeckel auch zum Pionier und Begründer einer rationellen experimentellen Forschung geworden. In seiner Siphonophorenarbeit hat er das Muster einer methodisch vollendeten Untersuchung gegeben und die Triangulierungspunkte zur Erforschung jener großen unbekannten physiologischen Funktionen, der sich epigenetisch ergebenden Bedingungskette der Entwicklung ausgenutzt. Auf den Vergleich der die Norm repräsentierenden einzelnen Entwicklungsstadien einer Species folgt die Untersuchung

der Variationen und Mißbildungen; der 3. Triangulierungspunkt ist der Vergleich der Species der Familien- und Ordnungscharaktere, und als ein 4., überzähliger kontrollierender Triangulierungspunkt reihen sich dann die experimentell erzeugten Abweichungen der Entwicklung an. Diese müssen indes meist durch grobe und brutale Eingriffe mit schweren Störungen und unbeabsichtigt veränderten Entwicklungsbedingungen erkauft werden; sie schaffen Variationen, Veränderungen und Mißbildungen, die sich hinsichtlich der Subtilität und Exaktheit der Reaktionen niemals mit dem Materiale messen können, welches die ungestört entstehenden mannigfachen Varianten, die Miß- und Doppelbildungen darbieten. Mit diesen Experimenten sind die sogenannten „entwicklungsmechanischen oder analytischen Experimente" gemeint, welche der Erforschung der Entwicklung, d. i. der Entstehung und Organisation eines bestimmten Zellenstaates dienen. Eine zweite, ungleich viel wichtigere und grundlegende Aufschlüsse darbietende Kategorie von Experimenten betrifft die Cellularphysiologie, das Leben und die Leistungen der Einzelzelle im gesunden und pathologischen Zustande. Diese Eperimente bilden das Fundament der Entwicklungslehre, welche die Anwendung der (uni)cellulären Leistungen beim Aufbaue und der Gliederung des vielzelligen Organismus zu erforschen hat. Die Versuche der Gebrüder Hertwig über den Teilungsvorgang der tierischen Zelle sind Richtlinien für die Erforschung der den Metazoenstaat begründenden und ausbauenden Funktionen der Einzelzellen.

So wie nun der Embryologe die Zelle als etwas Gegebenes hinnehmen muß und voll in Anspruch genommen ist, wenn er die Leistungen dieses Elementarorganismus im Laufe der Entwicklung verfolgt und nur mit allem Vorbehalte über die Herkunft desselben, über die Bedingungen zur Synthese solch ungeheuer komplizierten Materials grobe Vorstellungen gewinnen kann, indem er den Chemiker zu Rate zieht, so hat sich auch die biogenetische Forschung zunächst nicht mit der Herkunft des Lebens der Einzelzelle, sondern mit der unermeßlichen allseitigen Komplikation des Lebens der Einzelzelle und im Zellenstaate in erster Linie zu befassen. Diese beiden Extreme sind nun so groß, daß die Untersuchung dieser Entwicklungsreihe wenigstens relativ die Erscheinungen einer Biogenesis aufdeckt. Die Forschung wird erst dann auf dieses stolze Wort vollen Anspruch haben, wenn auch die allererste Entstehung des Lebens und dessen ursprünglich nahe Beziehungen zu den Erscheinungen, welche sich an der nicht organisierten Materie ab-

spielen, erkannt sein werden. Die physiologische Erforschung der Art und Weise, wie das Leben im Zellenstaate zu solcher Vollendung gesteigert wurde, welche die höheren Organismen zeigen, ist nicht minder auf die exakte vergleichende Analyse des ontogenetischen und phylogenetischen Werdeganges angewiesen als die Embryologie, wenn das Ziel, die Erkenntnis der Lebensvorgänge in vollendetem kompliziertem Organismus voll erreicht, wenn das Gewordene auch im Werden erfaßt sein soll.

Die Entwicklungsgeschichte ist also eines der wichtigsten Bindeglieder zwischen der anatomischen und physiologischen Forschung. Die vergleichende Embryologie vertieft als eine physiologische Disziplin in erster Linie das Verständnis der unicellulären Leistungen; was die Protozoen an Arbeitsteilung und vollendeter Differenzierung einer Einzelzelle darbieten, zeigen in einerseits vermindertem, andrerseits gesteigertem Maße die Geschlechtszellen der Metazoen. Was bei jenen die Einzelzelle in uneingeschränkter und auf allen Linien gesteigerter Universalität vollführt, konnte der Zellenstaat mit einem immensen Aufgebote von Individuen in reicher Gliederung und funktioneller Anpassung zu höchster Vollendung bringen. Der Vergleich zeigt den allmählichen Werdegang dieser Organisation und erbringt auch für das Leben und die allgemeine und einseitige Leistungsfähigkeit der Einzelzelle ungemein wertvolle Aufschlüsse an den Variationen. Stets muß das physiologische Prinzip in der embryologischen Forschung über dem streng morphologischen stehen. Erst wenn die Bedingungen des Werdens erkannt sind, wird der Vergleich der unter ihrem Zwange entstandenen Gestaltung einsetzen können. Es ist verfehlter Dogmatismus, wenn das Getriebe der Entwicklung durch die Brille einseitiger, vorgefaßter morphologischer, auf Homologisierung abzielender Bestrebungen betrachtet und alles um jeden Preis in eine Schablone gezwängt wird. Für eine vorurteilsfreie und aussichtsvolle Verfolgung der Entwicklung, der Formbildung und der Histogenese gibt es nur eine verläßliche Basis: die Cellularphysiologie.

Die Schwierigkeiten der Beschaffung und der Verarbeitung des Materials haben es im natürlichen Werdegange der Forschung mit sich gebracht, daß die Embryologie ein viel jüngeres Kind der zoologischen Wissenschaft ist als die vergleichende Anatomie, deren kardinale, allumfassende Gesichtspunkte Gegenbaur eröffnet hat. Die vergleichende Anatomie steckt der Entwicklungslehre die morphologischen Ziele und beantwortet selbst unzählige Fragen,

welche den Erwerb der Organisation und Formbildung älterer Entwicklungsformen betreffen. Der vergleichende Anatom gleicht dem Geographen, der Embryologe seinem treuen Berater und Genossen, dem Geologen. So wie keiner von beiden des anderen entraten kann, wie insbesondere kein Geograph auf die Mithilfe des Geologen verzichten kann, wenn er die Gestaltung des Antlitzes der Erde, deren Einzelcharaktere er in allen an der Oberfläche sichtbaren Befunden vergleichend dargestellt hat, auch in ihrem Werden voll zu verstehen trachtet, so ergänzt und erklärt auch der Embryologe das Werk des Anatomen, indem er die ontogenetisch und phylogenetisch zurückgelegten Stadien des Werdeganges aufdeckt. Was die vergleichende Anatomie an Anpassungserscheinungen darbietet, ist nur die letzte komplizierteste Etappe eines gewaltigen Prozesses, den die vergleichende Ontogenie von bescheidenen Anfängen an entwickelt. Vielen erscheint auch beim heutigen Stande der Forschung die Einsicht, welche sich bei der Vollendung der späteren Entwicklungsprozesse an den leichter zugänglichen und zu untersuchenden älteren Stadien, den unmittelbaren Vorstufen der vollendeten Organisation ergeben, nicht ausreichend genug, um verallgemeinerte Rückschlüsse auf das Prinzip des Geschehens zu wagen. In strenger Selbstkritik beschränken sie sich bei diesen so dringlichen Untersuchungen zunächst auf den exakten Vergleich, begnügen sich in der Darstellung damit, kleine Bausteine zum gewaltigen Gebäude der biogenetischen Forschung beizutragen. Es ist maßlose Geringschätzung und ein Beweis des Unvermögens kritischer Bewertung und Sichtung des Beobachtungsmateriales, wenn von seiten der Entwicklungsmechaniker, die sich allein als die vollwertigen „kausalen Analytiker“ betrachten, eine getrennte Buchung solcher deskriptiver Ergebnisse vorgeschlagen oder die Prüfung derselben gar als ein „Armutszeugnis“ betrachtet wird. Gerade die exakten Ermittelungen über die Gestaltsveränderungen in den späteren Stadien, welche von immer komplizierter werdenden und schließlich kaum übersehbaren Bedingungen beherrscht werden, sind für so manche entwicklungsmechanische Theorie ein harter und unbequemer Prüfstein. Diese Ermittlungen sind aber für die erste Orientierung bei der Beurteilung der anatomischen Befunde eine so dringliche Forderung, daß die Vorarbeit auch dann abgeschlossen werden muß, wenn jene großen unbekannten Funktionen, die allgemeinen Entwicklungsprinzipien, welche bei Unkenntnis der vorhergehenden früheren Stadien nicht mit voller Sicherheit festzustellen sind, an so

winzigen und komplizierten Ausschnitten des Gesamtbildes erst in groben Umrissen erkannt sind. Für die Erschließung der gewaltigen und vielverzweigten Kette der Entwicklungsbedingungen ist die lückenlose Untersuchung aller Veränderungen, welche, mit dem Eiwachstum beginnend, bis zur Vollendung des Somas einander folgen, die unerläßliche Vorraussetzung. Die Schwierigkeiten, solchen Materiales habhaft zu werden und es in vollendeter Weise zu untersuchen, sind groß genug, um das langsame Tempo des Fortschrittes dieser Untersuchungen zu rechtfertigen. Nur auf diesen schwierigen, aber vollauf gesicherten Bahnen der Forschung wird die vergleichende Anatomie jene Grundlage erlangen, welche durch den Vergleich der weitverzweigten Bedingungsketten der Ontogenese der betreffenden Formationen zu erringen ist. Dies zeigt sich besonders deutlich an einem der vornehmsten Probleme dieser Art: am Kopfprobleme, dessen Lösung die Erkenntnis der Bedingungen des ersten phyletischen und ontogenetischen Erwerbes einer Cephalogenese zur unerläßlichen Voraussetzung hat. — Diese so mühevoll zu erringende, eine Beherrschung aller Triangulierungspunkte, welche das natürliche Geschehen darbietet, voraussetzende Arbeit der Forschung erscheint jedoch manchem zu beschwerlich, der rascher zum Ziele zu kommen glaubt, wenn er die Keimzelle und ihre Komponenten mit allerlei entwicklungsphilosophischen Spekulationen überschüttet, mit Anlagesubstanzen rubriziert und nun das rascharbeitende „analytische Experiment“ als einziges Mittel zum Zwecke preist und hastig, blindlings tastend und variierend verwendet, um Beweise für jene Denkmöglichkeiten zu erlangen, in vielen Fällen es wohl auch mißbraucht. Zum Experimentieren gehört nur dilettantische Kunstfertigkeit; exakte Programme aufzustellen und das so Gewonnene zu deuten ist Sache eines erfahrenen formalen Analytikers.

Hinsichtlich der allgemeinen Forschungsart besteht eine anschauliche prinzipielle Übereinstimmung mit der geographischen Erforschung des Erdballes. Die großen, ausgedehnten, weißen, unbekannten Felder der Karten werden in rastloser Arbeit von allen Seiten her eingeschränkt, mühsam und unter Gefahren — wie bei der Sammlung exotischen Materiales — werden Terrainschwierigkeiten aller Art überwunden. Keinem Geographen fiel es ein, den beschwerlichen, aber sicheren Pfad am Erdboden durch eine luftige Ballonfahrt nach weit entfernten, nur im Dunst und Nebel, in unscharfen Umrissen sichtbaren fernen Erhebungen voreilig abzukürzen oder zu ersetzen. Die Gefahr, im steuerlosen Schiffe verschlagen zu

werden, ist auch bei der auf entwicklungsphilosophischer Basis aufgebauten Forschung eine nicht minder imminente. Der Biogenetiker wird nur dann, wenn er ohne vorgefaßte Meinung, lediglich auf der Basis der Cellularphysiologie fußend, den epigenetischen phyletischen Werdegang seinen Bestrebungen zum Vorbilde nimmt, in rationeller Weise die Lösung allgemeinerer Fragen erreichen. Das die Laienwelt so sehr beschäftigende Vererbungsproblem gehört in die Domäne der Embryologie. Seine Lösung darf nicht forciert werden, sondern wird sich, wenn eine genügende Vergleichsbasis geschaffen ist, auch schon bei exakter Analyse des ungestörten Geschehens von selbst ergeben. Wer selbst mit Hand anlegt, sich intensiv mit der embryologischen Forschung beschäftigt und bei mehreren Formen vorurteilsfrei die Entwicklung verfolgt, Miß- und Doppelbildungen auf die Bedingungen ihrer Entstehung untersucht hat, wird in Anbetracht der Schwierigkeiten, welche heutzutage noch der Lösung dieses Problems entgegenstehen, etwas vorsichtiger vom Vererbungsproblem sprechen als diejenigen, welche ohne embryologische Schulung mit kühnen Hypothesen und Überlegungen in gefahrvollem Sprunge den gewaltigen weiten Weg von der Keimzelle zur fertigen Organisation durchmessen wollen und in schematischer Weise mit allen „Denkmöglichkeiten“ ausgerüstet, die Keimzelle mit allen möglichen Vererbungsstoffen und mystischen Specifica für die am vollendeten Soma bestehenden Formationen bedenken. Andrerseits werden geschulte Embryologen auch wenig das Bedürfnis empfinden, das reiche, bisher auch nicht annähernd gesichtete, so subtile und exakt durchgearbeitete Material, welches uns die Natur bei ungestörtem Geschehen in mannigfacher Variation darbietet, durch unvollkommenes, experimentell gewonnenes Material zu ergänzen, zumal diejenigen Experimente, welche die formale Analyse des ungestörten Geschehens vorschreibt, meist nicht durchführbar sind. Die formale Analyse des ungestörten Geschehens, z. B. der Längenentwicklung, ergibt eine kaum zu bewältigende lehrreiche Fülle rein entwicklungsmechanischer Probleme, an denen die „kausalen Analytiker“ bisher achtlos vorübergegangen sind. An höheren, während ihrer Entwicklung dem Experimente unzugänglichen Formen existiert jener 4., überzählige Triangulierungspunkt nicht, die Analyse des ungestörten Geschehens kann daher voll und ganz ihre Leistungsfähigkeit erweisen.

So wie es nun auf aussichtslosen Wegen, die in Sackgassen führen, am geratensten erscheint, den Rückzug anzutreten und die von bewährten Forschern eröffneten und gesicherten Bahnen wieder

aufzusuchen, von ihnen aus neue Vorstöße ins unbekannte Gebiet mit möglichster Einhaltung der von jenen aufgedeckten Richtung zu wagen, so erscheint es auch bei der Erörterung des Entwicklungsproblems als dringlichste Forderung, von den gesicherten Erkenntnissen des von den Pionieren der morphologischen Forschung Ermittelten auszugehen. Von dieser gesicherten, auf exakte Beobachtung gegründeten Basis ausgehend, soll der Versuch gemacht werden, in der Fortsetzung alter Wege alten Zielen näherzukommen.

Die folgenden Darstellungen sind auf formal-analytischer Basis entstanden und bilden das allgemeine Resumee und vorläufige Mitteilungen einer größeren Untersuchung über die Entstehung der Wirbeltierembryonen, eine Zusammenfassung von Randbemerkungen, die ein deskriptiver Mikroskopiker beim Abzeichnen der Bilder und bei der Schilderung der sich in der Embryonalentwicklung vollziehenden Vorgänge als allgemeinere Abstraktionen neben die Darstellung der konkreten Befunde setzt. Sie sind aus der Praxis entstanden und für dieselbe berechnet. Wiederholungen und Variationen der Darstellung — sofern es nicht galt, eine Erscheinung von mehreren Seiten zu beleuchten — mögen nachsichtig beurteilt werden.

I.

Gegenbaur hat als erster in den 60er Jahren des verflossenen Jahrhunderts erkannt, daß die Eier der Wirbeltiere und der Wirbellosen trotz aller Komplikationen und Leistungen, welche der von ihnen begründete Zellenstaat schafft, einfache Zellen sind. E. Haeckel hat in den lapidaren Worten des biogenetischen Grundgesetzes die Leistungen dieser Keimzellen im Laufe der Ontogenese auch durch den Hinweis auf die Stammesgeschichte kausal zu erklären versucht. Damit war das Programm der biologischen Forschung mehrere Menschenalter klar umrissen, welche die in genialer Konzeption erfaßten, nur an wenigen Formen glänzend erprobten Worte für die Allgemeinheit der Organismenwelt, für die unendliche Mannigfaltigkeit der Formen zu begründen hatte.

Die breite Basis für die biogenetische Forschung muß die Erkenntnis der Bedingungen des ontogenetischen und phylogenetischen Werdeganges liefern. Die Erkenntnis, das Gewordene begreift nur, wer das Werden erfaßt, gilt nicht minder für die Ontogenese selbst. Nur der stete Rückblick auf die Vergangenheit, die Frage, ob das, was wir bei der Verfolgung der

Keimesgeschichte vergleichend ermitteln, im Prinzipe auch auf die Stammesgeschichte anwendbar ist, schützt uns vor exponierender Einseitigkeit. Das Werk der Vergangenheit ist so gewaltig, andrerseits das, was uns die Entwicklung der höherstehenden rezenten Species darbietet, so kompliziert, daß diese letzte Phase eines unermeßlichen Werdeganges und das Durchgangsstadium für die phyletische Weiterentwicklung nur bei dem allumfassenden, von Haeckel inaugurierten Vergleiche niederer und höherer Formen einen Einblick in das Getriebe der Entwicklung gewähren kann. In diesem Vergleiche wurzelt das biogenetische Grundgesetz, die Lehre, daß die Entwicklung der rezenten Formen eine kurzgedrängte Wiederholung der kardinalen Formveränderungen ihrer Vorfahrenreihe sei.

Am Prüfstein der Vergangenheit fällt die Entscheidung über unsere Vorstellung vom Entwicklungsgeschehen, über einen Kampf, der seit mehr als 150 Jahren zwischen den Evolutionisten und Epigenetikern besteht. Nach der Evolutionstheorie ist in der Eizelle bereits der fertige Organismus vorgebildet, en miniature erhalten und wird durch die Entwicklung nur entfaltet. Die Vertreter der Epigenesislehre hingegen behaupten, daß die Keimzelle eine einfache Zelle sei, die durch Teilung und Wachstum mit relativ einfachen unicellulären Mitteln neue Mannigfaltigkeit schafft. Die alten Epigenetiker, welche mit den beschränkten optischen Hilfsmitteln ihrer Zeit die Keimzellen als ein Klümpchen unorganisierter Materie betrachteten, waren ebenso aufrichtig wie die modernen, denn in keiner Keimzelle ist bisher irgend etwas entdeckt worden, was sie in direkte Beziehungen zu Keimblättern oder einzelnen Formationen des Organismus, zu den Werken eines Zellenstaates bringen, was ihrem namentlich im Vergleiche mit hochdifferenzierten Gewebszellen des Körpers einfachen Zustand einer Einzelzelle wesentlich komplizieren würde. Jede der beiden Theorien muß durch die Brille ihrer Zeit beurteilt werden. Ebenso wie die alten Evolutionisten, die in den Keimzellen die einzelnen Organe en miniature zu sehen glaubten, können nun auch die modernen Neoevolutionisten jene ultramikroskopischen, wie sie meinen, hochdifferenzierten „Anlagesubstanzen“ für die einzelnen Organe und die feinsten individuellen Züge des Organismus nicht sehen, jene mystischen Gebilde, die sie als organbildende, morphoplasmatische, formative Substanzen, als determinierende Qualitäten, Plassonten usw. bezeichnen, von deren Entstehung und Verteilung sowie Aktivierung bei der Organbildung die Mosaiktheoretiker ebensowenig eine Ahnung haben wie von

deren phylogenetischen Erwerb. Die Aufstellung dieser Theorien kommt einem Verzichte auf die Erklärung der bei der Analyse des Geschehens sich darbietenden Erscheinungen gleich. Nachdem diese dem ultramikroskopischen Gebiete angehörigen mystischen Substanzen nicht dargestellt werden können, so wurde das „analytische Experiment" erfunden, um sie zu isolieren und in ihrer Wirksamkeit zu erproben. Aber auch dieses versagt in Hinsicht auf jene zu erprobenden Voraussetzungen, wie eine exakte formalanalytische Prüfung und Revision der meist kritiklos vorgebrachten Befunde ergeben hat, über die an anderer Stelle ausführlich und eingehend berichtet werden soll. Die Evolutionstheorie wurde modernisiert; Aufgabe der Forschung ist es nun, auch die Epigenesislehre exakt auszugestalten, die organisatorische Kraft C. L. Wolff's, den nisus — oder besser gesagt usus — formativus wissenschaftlich zu ergründen.

Von der Entscheidung in jenem Streite hängt also die Begründung oder die Widerlegung des biogenetischen Grundgesetzes ab. Wenn die Eizelle mit allen möglichen Anlagesubstanzen vollgepfropft, geschwängert und rubriziert ist, dann kann sie, wie O. Hertwig mit aller Konsequenz dargelegt hat, nicht mehr der Urahnenzelle der Metazoen entsprechen, dann wird das wichtige fundamentale Stadium der einfachen Zellen in der Ontogenese nicht rekapituliert. Haeckel, der Begründer des biogenetischen Grundgesetzes, ist, indem er den Blick auf die Vergangenheit gewendet hielt, aus dem Lager der Epigenetiker hervorgegangen. Auf breit angelegtem Vergleiche fußend hat er mit Gegenbaur die Anpassungen und Reaktionen auf äußere und innere Bedingungen, insbesondere den Einfluß der Funktionen auf die Gestaltung zu erkennen getrachtet. Mit wenigen Worten, klar und eindeutig hat Haeckel das Wesen der Epigenesis gekennzeichnet: „die Umbildung gleichartiger Teile zu ungleichartigen". Was die Entwicklung der menschlichen Gesellschaft lehrt und an ihren jüngsten Gliedern täglich offenbart: die differenzierende Arbeitsteilung, welche durch einseitige Spezialisierung aus gleichartigen Urmenschen und gleichbefähigten Kindern verschiedene Individuen hervorgehen läßt, zeigt der phyletische Erwerb der Keimzelle und deren ontogenetische Tätigkeit nach denselben Prinzipien. „Gebrauch und Übung" hat Haeckel als leitende Momente der Differenzierung, der „Hervorbildung ungleichartiger Teile aus gleichartiger Grundlage" erkannt. Dies ist es ja, was uns die volle Bewunderung der ungeheuren epigenetischen Machtfülle der Natur abringt. Die Einschränkung dieser Gewalt durch deter-

minierende, alles schon im voraus bestimmende Gängelbänder muß für den denkenden Naturforscher eine schwere und bittere Enttäuschung bedeuten. Der Aufdeckung des epigenetischen Werdeganges widmet der wahrhafte Naturforscher sein Leben und nicht der Verfolgung evolutionistischer dogmatischer Vorgänge. Möglichst wenig an Veranlagung zum Erwerbe und nichts an Präformation anzunehmen, ist seine Pflicht — und sein Stolz! — Der Phylogenetiker frägt sich bei der Beurteilung neoevolutionistischer Theorien stets: Sollten vielleicht die Urahnenzellen der Metazoen auch schon die Anlagesubstanzen für die rezente Organismenwelt enthalten haben? Was aber den Urahnenzellen im Laufe ungezählter Generationen in epigenetischer Entwicklung gelang, das mußte zum mindesten auch den von früheren Entwicklungsstadien an freilebenden, im Kampfe ums Dasein stehenden Keimen primitiver Wirbelloser möglich sein. Von diesen aber führen alle graduellen Übergänge zu höher organisierten Formen. Die Entstehung und graduelle Änderung der Bedingungen für die Erreichung fundamentaler Organisation hat uns zunächst — wenn auch nur in den groben Umrissen — zu beschäftigen.

Der gemeinsame Ausgangspunkt des gewaltigen Reiches der vielzelligen Tiere (Metazoen) und der einzellig verbliebenen Protozoen war die Zelle. Wo und wann immer dieser Elementarorganismus aus kernlosen Vorstufen (Moneren, Haeckel) hervorging, ist von nebensächlicher Bedeutung. Dieses Gebilde hat bereits eine lange Geschichte hinter sich, die bei keiner rezenten Form wiederholt wird; sie ist das Werk der fundamentalen Arbeitsteilung eines Elementarorganismus. Der Deszendenztheoretiker stellt sich, soweit die Stammesgeschichte des Reiches der Metazoen in Betracht kommt, unter der Urahnenzelle etwa eine Zelle vom Range einer Amöbe mit einer besonderen Eigenschaft, nicht aber ein „strukturloses Protoplasmakügelchen“ vor. Niemand wird von einem modernen Elektrotechniker verlangen, daß er seine Lebensarbeit mit der Erfindung einer Volta'schen Säule beginne und nun alle Errungenschaften, die sich daran in Laufe der Dezennien schlossen, von neuem erwerbe. So ist also die einfache Zelle mit den Gebilden des Kernes und Protoplasmas das Erbe, welches der Metazoenstaat von der Vergangenheit übernahm, die es in unzähligen Generationen unter dem fortwährenden Einflusse innerer und äußerer Bedingungsänderungen assimilationstüchtiger und dauerfähiger machte. Auf dieser Basis mit diesem gegebenen Elemente wurde und wird nun weiter gebaut. — Zu den primitivsten besonderen Fähigkeiten einer Einzelzelle vom Range

der Urahnenzelle der Metazoen gehört die Fähigkeit, sich zu teilen und assimilierend zu wachsen. Die Eigenart dieser Teilungsfähigkeit einer Metazoenzelle, welche sie von der Protozoenzelle unterscheidet, besteht darin, daß hierbei der Verband der Zellen oberflächlich gesichert bleibt. Diese durch jenes fortwährende Variieren errungene besondere Eigenschaft ist die Kardinalbedingung zur Begründung eines Zellenstaates. Die Teilung schafft gleichartige Elemente, die unter Bildung und Vollendung einer Ring- und Gewölbekonstruktion schließlich eine Zellenblase (Blastula) liefern. Die eine gallertartige Flüssigkeit mit osmotisch wirksamen Substanzen abscheidenden Zellen dieser Blase ziehen zunächst aus diesem, ziellos als eine Folge des Erwerbes jenes Zusammenhanges entstandenen Verbande wenig Vorteile. Sie haben an freier respirierender Oberfläche eingebüßt, strecken nun kontraktile Fortsätze aus, welche die Oberfläche abwechselnd vergrößern. In funktioneller Anpassung wird nun eine Fähigkeit, die ganz im Rohen jeder Zelle, auch den primitivsten Protozoen zukommt, gesteigert. Aus dem plumpen Fortsatze wird ein feines, pendelnd schlagendes Wimperhaar. Die Gesamtheit dieser Wimperhaare sichert den Wechsel des Atemmediums, welches in Anbetracht der Einschränkung der freien Oberfläche der einzelnen Zellen eine der wichtigsten Lebensbedingungen des primitiven Zellenstaates ist. Diese erste Organisationsstufe, der Verband vollkommen gleichartiger und gleichbeschäftigter Zellen wird bei allen Metazoen und als bewimperte Blastula bei vielen Wirbellosen und auch als Zellenblase (Cöloblastula) noch beim Amphioxus und niedrigen Wirbeltieren wiederholt (Neunaugen, Amphibien, Lungenfische). So lange die bewimperte Blastula als Blastäa (C. E. von Baer) kuglig ist, bewegt sie sich purzelnd fort und erreicht keine weitere Gestaltung. Ein einziger Teilungsschritt in irgend einem Areal, ein ungleichmäßiges Vorwachsen im Ringen der Zellen genügt aber bereits, um eine Achse zu schaffen und damit weiterhin eingreifende Formveränderungen herbeizuführen, die eine ei- oder birnförmige Blastula schaffen. Damit wird nun auch die Bewegung geändert und in eine rotierende umgewandelt. Diese Veränderung der Bewegungsart bringt es mit sich, daß Strömungen an der Oberfläche entstehen und kleine Nahrungspartikelchen am unteren bzw. hinteren Pole zusammengewirbelt werden. Dadurch kommen die daselbst gelegenen Zellen unter günstigere Ernährungsbedingungen und zeigen daher ein regeres Teilungswachstum. Nun ist eine fundamentale Wachs-

tumsdifferenz geschaffen, die in der strengen Architektonik einer Blastula am hinteren, für die Fortbewegung unwirksamen Pole. Diese führt zu einer Ausbuchtung oder Einbuchtung. Unter besonderen Bedingungen, wenn z. B. beim Teilungswachstum dieser Zellen die Flüssigkeit in der Zellenblase intensiver resorbiert wird, findet eine Vergrößerung der Zellen nach dieser Seite statt, was die Einbuchtung (Invagination) zur Folge hat. Diese hat nun das weite Feld der Organisation des Zellenstaates, die Metazoenorganisation eröffnet. HAECKEL hat diese wichtige Formation als Gastraea bezeichnet. In dem Maße, als dieser Becherkeim weiterwächst, findet eine Arbeitsteilung statt; die eingebuchtete Wand wird zum Urdarm, empfängt durch den Urmund, der zugleich als After dient, Nahrung und verarbeitet dieselbe. Das äußere Keimblatt (Ectoderm) besorgt nach wie vor die Bewegung, ernährt sich anfangs noch selbst, empfängt aber dann durch die Vermittlung der Flüssigkeit im Innern (der Leibeshöhle) vom Überflusse des inneren Keimblattes (Entoderm). Beide Blätter verhalten sich etwa wie der Garçon zu seiner Haushälterin. Die Zellen der beiden Blätter können bei dieser Arbeitsteilung von der bescheidenen Universalität einer Einzelzelle manche Fähigkeiten nicht ausnutzen, während sie andere in einer Weise steigern können, die einer Einzelzelle vom Range jener Urahnenzellen nicht möglich war. Ectodermzellen wimpern intensiver, Entodermzellen obliegen immer mehr, und schließlich ganz und gar der Fähigkeit, verdauende Säfte abzuscheiden und die Nahrung aufzunehmen. Dementsprechend ist auch die Größe und Struktur der Zellen in funktioneller Anpassung eine verschiedene geworden. Es ist erst der Anfang einer Arbeitsteilung gemacht, welche hochgezüchtete Protozoen, die sich neben dem Metazoenbaume in unermeßlichen Zeiträumen entwickelt haben, im bedeutend gesteigertem Maße unter Wahrnng aller Fähigkeiten einer Einzelzelle darbieten. Sie haben eben nicht die Fähigkeit erworben, einen festgefügten Zellenstaat zu gründen, welcher diese Arbeitsteilung in unabsehbarer Weise steigern kann. Überblicken wir den kurz geschilderten Entwicklungsgang, der, entsprechende Lebensdauer einer Urahnenzelle vorausgesetzt, sozusagen in einem Anlaufe von einem einzigen Individuum erreicht werden könnte, so entrollt sich uns bereits das Bild fundamentalen epigenetischen Geschehens. Die Urahnenzelle ist als einfache Zelle an die Arbeit gegangen. Sie hatte weder ein ectodermbildendes (Ectoplasma) noch ein entodermbildendes (Ento-)Plasma. Ihre Abkömmlinge im Zellenstaate

unterscheiden sich nicht von ihr, denn alle die wenigen Fähigkeiten, welche sie besitzen, kamen auch bereits der Stammzelle zu. Eine Reihe von Bedingungen hat sich allmählich ergeben, und mit den primitiven Mitteln der Einzelzelle hat der Zellenstaat bereits eine fundamentale Organisation erreicht. Nichts von alledem, was sich ereignet hat, war in der Stammzelle vorherbestimmt, und es erschiene wohl absurd, wollten wir für die Entstehung des Urdarmes eine besondere „organbildende, formative" Substanz in jener Einzelzelle annehmen.

Wenn nun unter dem gegenseitigen Drängen und Pressen, beim Ringen der einzelnen Zellen in der geschlossenen Architektonik des jungen Zellenstaates die eine oder die andere Zelle des Becherkeimes, sei es nun des Außenblattes oder der Urdarmwand, nach außen abgedrängt, frei wird, sich unter dem Einflusse der Oberflächenspannung abrundet, so wird sie als einfache Zelle das Werk der Begründerin des Mutterzellenstaates unter denselben Bedingungen in durchaus derselben epigenetischen Weise von vorn beginnen. Damit war die Wiederholung der Bildung des Zellenstaates ohne organbildende spezifische Erbmasse und ohne ultramikroskopische Vererbungssubstanzen gesichert.

Wir müssen uns nun fragen, worin bestand nun die ursprüngliche Sicherung der phyletischen Deszendenz der Stammzellen, ehe es zur Bildung eines Zellenstaates kam, wie erfolgte die Fortpflanzung in jenen langen Zeiträumen, die zur phyletischen Entstehung der Gastraeaden führten? Äquale Teilungen der Einzelzellen ergaben eine immense Vermehrung gleichaltriger Elemente, welche unter denselben Außenbedingungen gleichzeitig dasselbe Schicksal teilten. Auf die Hälfte verkleinert, wuchsen die Zellen wieder heran, bis sie dieselbe Größe erreichten wie die Mutterzellen. Dann erfolgte neuerliche Teilung, in unzähliger Generationsfolge wiederholte sich dasselbe Spiel, welches bei so intensiver assimilatorischer Tätigkeit stets Gelegenheit zur Veränderung des Chemismus darbot. Der Erfolg war die Steigerung der Dauerfähigkeit und der Erwerb der Fähigkeit, eine nachgiebige, aber der Teilung Widerstand leistende Exoplasmaschicht auszubilden, womit der Zellenstaat begründet wurde. Damit ändert sich nun mit einem Schlage die Situation. Die Teilungsenergie, welche bisher freie, selbständige Zellen schuf, der Vermehrung der Einzelindividuen diente, verliert diese Eigenart, sie schafft mit denselben Mitteln den Zellenstaat, welcher als solcher nur beschränkte Massenentfaltung

einen gewissen Grad der Einschränkung der freien Oberfläche der Einzelzelle gestattet, nach dessen Erreichung (und auch unter dem Einflusse anderer Faktoren) der Staat als Ganzes früher oder später zugrunde gehen muß. Die Entstehung des Zellenstaates bedeutet also eine wesentliche Einschränkung der freien ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Bei freier Teilung ist die Zahl der lebenden und dauerfähigen Generation unbeschränkt, der Stammbaum der Einzelligen kann sich ins Unermeßliche verzweigen. Wenn aber ein geschlossener Zellenstaat entsteht und dieser zugrunde geht, so ist dessen ganze Zukunft mit einem Schlage sistiert und vernichtet. Bei geschlossener Teilung ist also nach relativ wenigen Generationen der Untergang des ganzen, die Unterbindung der gesamten Nachkommenschaft eine imminente Gefahr. Unzählige solche kleine Zellkolonien werden als Blastaeaden zugrunde gegangen sein, ohne eine Nachkommenschaft zu hinterlassen; nichts sichert an einer Blastula die Ausstoßung von Einzelzellen. Später entstandenen Generationen von Urahnenzellen erging es nicht anders. Milliarden von Zellenstaaten gehen wohl auf solche Weise, ohne phyletische Nachkommenschaft zugrunde, was einen enormen Verlust an lebendiger Substanz bedeuten würde. Unter solchen Umständen wäre also der Erwerb der Teilung im Verbande geradezu ein Unheil gewesen. Diese Situation müssen wir uns vergegenwärtigen, um die Bedeutung jener Momente zu ermessen, als die Vervollkommnung der Arbeitsteilung an den einzelligen eine intensivere Assimilation ermöglichte, als der Zellenhaushalt ein länger andauerndes Wachstum, eine Vergrößerung der Zellen und vielleicht auch schon die mitotische Teilung zuwege brachte. Gemästete vergrößerte Einzelzellen, Zellen, die sich vor Begründung eines Zellenstaates längere Zeit dem Wachstum hingegeben haben, werden vom Teilungsmechanismus etwas schwerer bewältigt. Inäquale Teilungen erfolgen leichter; so kam es zur Bildung von kleineren Knospenzellen, welche relativ um so kleiner werden, je mehr die Zellen sich mästen. Diese inäqualen Teilungen sind nicht vollkommen geglückte Debuts, Folgen übermäßigen Wachstums. Damit werden nun Altersunterschiede geschaffen; neben Mutterzellen leben kleine heranwachsende Tochterzellen. Die durch die rasch wiederholte Abknospung entstandene Verkleinerung, der gleichzeitig gesteigerte Stoffwechsel ermöglichen dann äquale Teilungen der Mutterzelle, welche, wenn sie unter Erhaltung eines oberflächlichen Verbandes erfolgen, zur Begründung eines Zellenstaates führen. Ihre äqualen

Tochterzellen wachsen in derselben Kernprotoplasmarelation nach jeder Teilung heran, so daß in kurzer Zeit eine ansehnliche Zellkolonie zustande kommt, welche schließlich erschöpft zugrunde geht. Während dieser Zeit werden nun jene kleinen abgeknospten Zellen, die ersten Abkömmlinge der Mutterzellen, größer, sie wachsen und furchen dann ebenfalls in geradezu reaktionärer Weise zunächst kleine Zellen ab und begründen dann wiederum durch äquale Teilungen im Verbande einen hinfälligen Zellenstaat, der keineswegs Zellen abwerfen mußte. Damit war nun aber die phyletische Deszendenz der Ahnenzellen, wenn auch unter erheblichen Verlusten an lebender Substanz beim Zerfalle der Zellenstaaten gesichert.

Diese primäre ganz ziel- und richtungslos zustande gekommene Sicherung der Deszendenz war wohl der Vorläufer der Bildung größerer Zellenstaaten und mußte als zwangsläufiger Vorgang sich auch an den von diesen abgeworfenen Einzelzellen wiederholen, sobald diese, frei geworden, ihre dadurch vergrößerte respirierende Oberfläche ausnützend, herangewachsen waren und dann sich zunächst nur inäqual teilen konnten. Die Abgabe von indifferenten Zellen von seiten des Zellenstaates erfolgt nun als zweite sekundäre Sicherung der Deszendenz. So erscheint also die Entstehung von Knospenzellen vor Begründung eines Zellenstaates als ein reaktionäres Phänomen des Zellenlebens, welches nicht von teleologischen Gesichtspunkten aus beurteilt werden darf, sondern als ein Momentbild zu betrachten ist. Die Vorgänge, welche die primäre Sicherung mit sich brachten, sind als ein Beitrag zur Cellularphysiologie zu bewerten. Ziellos wurde diese unicelluläre Erscheinung erworben, richtungslos, sozusagen als Begleiterscheinung bot sie die großen Vorteile der primären Sicherung der Deszendenz, und so wurde sie durch die Selektion gezüchtet.

Ebenso ziellos und richtungslos wie die primäre Sicherung der Deszendenz kam auch die sekundäre Sicherung derselben zustande. Der Zellenstaat wirft da und dort schlecht passende Bausteine ab; grobmechanische Bedingungen veranlassen zwangsläufig dieses Geschehen. Was weiter mit diesen Zellen geschieht, darüber entscheiden nun andere, sich ebenso epigenetisch ergebende Bedingungen. Der Zellenstaat handelt — anthropomorph ausgedrückt — etwa so wie ein unverständiger Sammler, welcher sein wertvollstes Stück als unbrauchbar zum Fenster hinauswirft.

Die Ausstoßung von Einzelzellen aus dem Verbande eines Zellenstaates bot nun der phyletischen Entwicklung einen immensen Vorteil,

der darin besteht, daß diese Zellen an den Errungenschaften des Zellenstaates partizipieren. Je größer der Staat wird, je intensiver die Bewimperung, die Tätigkeit des Urdarmes und anderer Funktionen der Gesamtheit werden, um so mehr werden die primitiven Fähigkeiten der Einzelzellen gesteigert und diese phyletisch leistungs- und dauerfähiger.

Ein weiterer folgenschwerer Wandel trat ein, als vom Urdarm oder vom Ectoderm durch lokale ganz minutiöse Bedingungen, durch Wachstumsdifferenzen eingeleitet, Einzelzellen, kleine Zellverbände oder Divertikel in die primäre Leibeshöhle, oder zwischen diese Zellblätter, wenn sie eng einander anliegen, vordrangen und dort eine gewisse Sonder- und Ruhestellung einnahmen. Im Zellenstaate gab es keine Müßiggänger. Alle Zellen mußten ans Werk und diejenige ihrer primitiven Fähigkeiten entfalten und in funktioneller Anpassung steigern, welche tauglich, passend und nützlich war. Die Zellen des Ectoderms obliegen infolge der fundamentalen Arbeitsteilung anderen Verrichtungen als jene des Innenblattes, des Entoderms. Jene zwischen den beiden als mittlere Schichte (Mesoderm) gelagerten Zellen oder Elemente größerer in die Leibeshöhle vorgedrungener divertikelförmiger Verbände, unter Umständen auch vereinzelte Ectoderm- und Entodermzellen, aber wurden zu Schmarotzern des Zellenstaates. Ohne in die Arbeitsteilung einzutreten, zogen sie aus dem Stoffwechsel des Organismus Vorteile. An dem gemeinsamen Tische, den die Urdarmzellen gedeckt, nehmen sie immer mehr Stoffe für sich in Anspruch, was diese zu intensiverer Tätigkeit anspornt. Sie bilden und formen aus dem Rohmaterial, das sie dem Organismus entnehmen, Nahrungsreserven und werden so als große Keimzellen ausgestoßen. Mit reicher Mitgift treten sie in die Entwicklung ein. — Haben sie nun durch diese graduell, sukzessive erfolgende Vermehrung ihrer Reserven ihre einfache Zellnatur eingebüßt? Im Gegenteile, die intensivere lukullische Betätigung dieser Zellen führte dazu, daß nach ihrer langen Wachstumsperiode, auch durch ihre Massenzunahme eine ihrer fundamentalsten Fähigkeiten, die Teilung, ganz darnieder liegt. Die Zellen sind nicht entwicklungsfähig, sie sind zu Eizellen geworden. In dem Maße, als dieses Extrem erreicht wurde, haben sich ihrer Herkunft nach entsprechende Zellen desselben oder eines anderen Individuums weniger beladen und intensiver geteilt.

Verschiedene Teilungsintensität der Somata war der Anfang zu dieser sexuellen Differenzierung der Propagationszellen, in denen die Eigenart des Zellenstaates in der bündigsten, konzen-

triertesten Form zum Ausdrucke kommt. Die von Organismen mit größerer Teilungsfrequenz der Zellen stammenden Samenzellen steigern ihre primitive Fähigkeit der Kontraktilität, sie differenzieren Locomotions- und Bohreinrichtungen, werden in Unmenge nach außen abgestoßen, umschwärmen nun ihre gemästeten, immobilisierten Partner, dringen in sie ein und ersetzen ihnen dasjenige, was in der langen Wachstums- und Approvisionierungsperiode geschwächt wurde. Ihre Hauptfunktion ist die Erregung der Teilung. So ermöglicht eine Arbeitsteilung, die sexuelle Differenzierung und die nachfolgende Befruchtung jene immense Approvisionierung, die bei der Bildung des Dotters der Meroblastier extreme Grade erreicht hat. Darin besteht die Bedeutung der Befruchtung, welche eine schrankenlose sexuelle Arbeitsteilung und Differenzierung eröffnet hat. Das Wesen der Befruchtung besteht darin, daß sie die hochgradige Einseitigkeit, welche die Folge solcher Arbeitsteilung ist, wieder ausgleicht. Je weitgehender diese Arbeitsteilung wird, um so besser erscheint die nachherige Befruchtung gesichert. Nichts stand dem äußersten Extrem solcher Divergenz entgegen, sofern nur, wenigstens für ganz kurze Zeit, das Zellenleben nicht gefährdet wurde. Nach längerer Zeit gehen beide Zellen unfehlbar zugrunde, keine von beiden vermag einen Zellenstaat zu begründen. Die Eizellen haben sich weniger weit von der mittleren Linie entfernt. Die natürliche und die, eine notdürftige Entwicklung einleitende künstliche Parthenogenese (durch Schüttelung, Erwärmung oder Behandlung mit hypertonischem Seewasser, Wasserentziehung und nachträglicher Wasseraufnahme, wodurch das Plasmagefüge ebenfalls mechanisch erregt, gereizt wird) — die von Loeb so sehr in den Vordergrund gedrängten Verhältnisse der Nucleinsynthese sind gewiß nicht das ausschlaggebende Moment —, zeigen, welch minimaler Impulse es bedarf, um die beim Eiwachstume geschwächte Kontraktilität derart zu steigern, daß das Ovocentrum wieder seine volle Herrschaft entfalten kann. Versuche dieser Art sind wertvolle Beiträge zur Physiologie der Kontraktion, Dokumente zur Cellularphysiologie, und es ist unbescheidene Übertreibung, wenn auf Grund solcher Ermittlungen bereits von einer Beherrschung und Erregung der Entwicklung gesprochen wird, welche doch noch von ganz anderen Faktoren geleitet wird! Nur rasche Teilung rettet also der, die denkbar kleinste respirierende Oberfläche darbietenden Eizelle das Leben. Durch die Vermehrung der Zellen werden die Oxydations- und andere Prozesse derart gesteigert, daß das „divide et impera“

voll zur Geltung kommen kann. Andrerseits findet die protoplasmaarme, ganz einseitig differenzierte Samenzelle, welche sozusagen ganz in Bewegung aufgeht, in der Eizelle den Mutterboden für die Entfaltung ihrer unicellulären Funktionen. So ist also die Befruchtung geradezu eine wechselseitige zu nennen. Die Eizelle gewährt in quantitativer und qualitativer Beziehung den Spermatozoen weit mehr, als dieses ihr bietet. Die Eizelle muß den Spermakern und das einseitig differenzierte Protoplasma des Spermatozoons mit in Kauf nehmen, wenn sie das für sie lebensrettende Spermocentrum empfängt. Auf Kern- und Protoplasma des Spermatozoons könnte sie verzichten, wie bereits die cytologischen Untersuchungen Boveri's lehren und wie es die kontrollierenden Versuche bestätigt haben. Das meist ein besonderes Mittelstück des Spermatozoons bildende Spermatocentrum ist das eigentliche Befruchtungselement. Der Eintritt eines Spermocentrums würde vollauf genügen, um bei geschlechtlicher Fortpflanzung einen Vertreter der Species zu schaffen. Individuelle Unterschiede sind bereits durch minutiöse Variationen im Eibau gegeben, verschiedene Intensität des Spermocentrums, eine Veränderung seines Stoffwechsels kann bereits ganz beträchtliche, phylogenetisch bedeutsame individuelle Verschiedenheiten auslösen. Die Entstehung individueller Variationen kommt erst in letzter Linie in Betracht. Die Mitwirkung des Spermakernes bei den Leistungen ist willkommen, aber keineswegs dringlich nötig. Die Eizelle niedriger Formen braucht nur geschüttelt (massiert) zu werden (Asteriden), um sich parthenogenetisch zu entwickeln; das vom Protoplasma geradezu entblößte Spermatozoon geht, isoliert, unfehlbar und unrettbar zugrunde. Beide Zellen ergänzen also einander und ersetzen dasjenige, was sie bei ihrer einseitigen Differenzierung bis zur Verzichtleistung vernachlässigt haben. Von der auf solche Weise kompensierten Arbeitsteilung zieht nun der Zellenstaat enormen Nutzen. Was die ungeschlechtliche Keimzelle allein niemals zustande gebracht hätte, ohne abortiv zu werden, wird in schrankenloser Divergenz von zwei getrennt sich differenzierenden und dann viribus unitis gemeinsam schaffenden Zellen bewältigt. Aus zwei Wurzeln schöpft die neue Einheitskeimzelle ihre Kraft.

Die bei der ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Sicherung der Deszendenz aufgestappelten Nahrungsreserven kommen bei der Zellenteilung allen Abkömmlingen zugute, welche dadurch von der Außenwelt unabhängiger werden und rascher bauen können, als die Zellen der hungrigen sozusagen von der Hand in den Mund

lebenden Blastäaden und Gasträaden. Beim Wachstum der Keimzellen wird die Kernprotoplasmarelation relativ wahrscheinlich nur wenig verändert, diese beiden Komponenten wachsen in gemeinsamer Arbeit heran — um so erheblicher jedoch die Kernplasmarelation, welche sich von jener nicht scharf unterscheiden läßt. Nachdem das Protoplasma mit konzentrierten Nahrungsreserven erfüllt ist, die Zelle erheblich vergrößert erscheint, so spielt sich die Restitution, das Wachstum des Kernes und des Protoplasmas nach jeder Teilung auf Kosten der Nahrungsreserven sozusagen intra muros ab, es erfolgt keine Vergrößerung der Tochterzellen, wie bei den dotterlosen, freilebenden Ahnenzellen, sondern vielmehr eine sukzessive Verkleinerung des Gesamtvolumens, eine Aufteilung der Reserven, wobei die Kernprotoplasmarelation absolut gleichfalls eingeschränkt wird, wenn auch nicht in so rapider Weise wie die Kernplasmarelation. Schließlich wird, wenn die Reserven aufgezehrt sind, eine der Leistungsfähigkeit der somatischen Zellen entsprechende Normalgröße erreicht, und dann muß der Zellenstaat, — so wie einst — Nahrung von außen aufnehmen. Die weitere Entwicklung geht dann viel langsamer vor sich, und die enormen Vorteile, welche die Approvisionierung für den raschen und gesicherten Ablauf der Formbildung ergibt, treten markant in Erscheinung. Es bedeutet einen ganz erheblichen Gewinn, wenn die Zellen sich eine Zeitlang vermehren können, ohne funktionell erheblich beansprucht zu werden, und die funktionelle Auslese und Anpassung erst dann einsetzt, wenn bereits größere noch indifferente Komplexe gebildet sind. Diese Periode des Abbaues der Nahrungsreserven währt bei der Zunahme der sexuellen Divergenz immer länger und umfaßt schließlich bei hochstehenden oviparen, daher meroblastisch gewordenen Formen die gesamte Entwicklung. Dieser Erwerb ist eine der kardinalen Bedingungen zur Erreichung höherer Organisation.

Die Befruchtung schafft nun zum mindesten hinsichtlich der Kernmenge ein Übermaß. Sie verdoppelt die Kernmenge, den Chromatinbestand. Diese Summation wirkt nun namentlich dann, wenn sie in einigen Generationen wiederholt wird, während der ganzen Entwicklung nach, sie steigert die Kernplasma- und Kernprotoplasmarelation im ganzen Zellenstaate und beeinflußt dann reaktionär auch die Wachtumsperiode der Urgeschlechtszellen. Dieses führt, wie bei jenen heranwachsenden Knospenzellen bei primärer Sicherung der Deszendenz, zu jenen sozusagen mißglückten inäqualen Teilungen, den sogenannten Reifungs- oder besser Richtungs-

teilungen, welche in rascher Folge zweimal meist unmittelbar nacheinander eintreten; dann ist die Ohnmacht der Eizelle, einen Zellenstaat zu begründen, evident. Diese stürmischen, der Menge der Nahrungsreserven gegenüber aber machtlosen, lange Zeit hindurch verhaltenen Kontraktionserscheinungen sind unaufhaltsame, zwangsläufige Folgen des Eiwachstumes, die sich unter allen Umständen, ob eine Besamung stattfindet oder nicht, abspielen. Die abgeworfenen Tochterzellen werden relativ um so kleiner, je größer die Eizelle wird. Sie sind nicht abortive Eizellen, sondern Urkeimzellen, das heißt, sie haben zunächst noch nicht den vollen Rang der Oocyten erster Ordnung. Wenn sie unter günstigen Nahrungsbedingungen stünden (wenn wir sie z. B. in das Epithel eines Ovarialschlauches implantieren könnten), so würden sie wie die freilebenden abgeknospten Urahnenzellen eine primäre Sicherung der Deszendenz bedeuten. Eizellen sind herangewachsene, gemästete weibliche Geschlechtszellen, mithin können die vor einer solchen Wachstumsperiode stehenden winzigen Knospenzellen nicht abortive Eizellen sein. Bei nachträglicher Einschränkung der Dotterbildung (beim Übergang zur intrauterinen Ernährung) wird die Inäqualität geringer, die abortiven abgefurchten Zellen relativ und absolut wieder größer, kommen aber trotzdem nicht in Gelegenkeit, die Deszendenz primär zu sichern. Ob also eine von einer Gastraea ausgestoßene Zelle im Meerwasser heranwächst, oder ob der Abkömmling eines Zellenstaates in einem Follikel sich mästet — omnes eodem coguntur —, sie alle können sich bei der ersten Teilung nicht äqual teilen, und nur sekundäre Umstände haben dieser zwangsläufigen Erscheinung die Bedeutung einer primären Sicherung der Deszendenz zum größten Vorteile der Phylogenese beraubt. Stets handelt es sich um zwangsläufig verlaufende unicelluläre Erscheinungen.

Die durch die Befruchtung hervorgerufene Vermehrung des Chromatinbestandes hatte nun auch noch eine zweite Reaktion in dieser Teilungsperiode zur Folge. Es vollzieht sich eine Paarung der einzelnen, beim Erwerbe der mitotischen Zellteilung gesonderten Kernsegmente. Auch bei jener fundamentalen Arbeitsteilung in der Zelle herrscht das „divide et impera“. Diese Konjugation der Chromosomen ist indeß durchaus nicht unbestritten, sie soll an dieser Stelle nur in Kalkulation gezogen werden. Ob nun eine solche, stets paarweise erfolgende Sättigung gewisser während der langen Wachstumsperiode gesteigerter Affinitäten im Ruhezustande der Segmente (Caryomeren), welch letztere in ihrem Grundstocke

als permanente oder wenigstens sukzedierende Komponenten des Zellkernes zu bezeichnen sind, weil sie sich wie die Centriolen verjüngen, — während oder nach Vollendung der Kontraktion derselben zu Chromosomen erfolgt, ist eine Frage von nebensächlicher Bedeutung. Das Meritorische besteht darin, daß nur bei einer der beiden, meist ziemlich rasch aufeinanderfolgenden Teilungen die mitotische Längsspaltung der Chromosomen erfolgt, bei der anderen aber diese nicht gefestigte Paarung bei der Kontraktion der Segmente wieder gelöst wird. Die Folge davon ist eine Reduktion der Zahl der Kernsegmente auf die Hälfte. Diese Reduktion ist infolge der ungenügenden Nucleinsynthese zwischen den beiden geradezu stürmisch aufeinanderfolgenden Teilungen zugleich auch mit einer erheblichen Verringerung des Chromatinbestandes verbunden. Dadurch wird die Kern(Chromatin.)plasmarelation der Eizelle, ob sie nun befruchtet wird oder nicht, zuungunsten des Chromatins um die Hälfte erniedrigt. Sowohl die beiden mißglückten Teilungen wie diese Begleiterscheinungen sind zwangsläufig sich einstellende Reaktionen auf das Eiwachstum, es entstehen dadurch die Pol- oder Richtungskörperchen, welche nach Verlust ihrer ursprünglichen Bedeutung insofern von Interesse werden, als sie die ersten Reaktionen auf dem Eibau, das Eiwachstum, sind; die Stelle, an welcher sie abgefurcht werden, gestattet Rückschlüsse auf den Eibau, die bei den ersten Teilungen dann wesentlich erweitert werden. Alles, was sich also vor der Befruchtung abspielt, ist in jeglicher Hinsicht das Werk einer Einzelzelle. Diese Dokumente der Cellularphysiologie dürfen nicht mit Rücksicht auf den daraus hervorgehenden Zellenstaat beurteilt werden.

Es wäre vorteilhaft, die Bezeichnung Reifungsteilungen, die von einer gewissen teleologischen Nebenbedeutung nicht frei zu machen ist, durch den Ausdruck Richtungsteilungen zu ersetzen. Auch die Oocyte zweiter Ordnung ist, unter die entsprechenden Bedingungen gebracht, zweifellos bei allen Formen entwicklungsfähig. Die natürlichen Parthenogenese lehrt dies in allen möglichen Varianten. Garbowsky gelang es bei Asteriden, die zweite Richtungsteilung äqual zu bekommen. Die Folge war, daß sich die beiden so entstandenen Eizellen wie zwei erste Furchungszellen parthenogenetisch weiter entwickelten. Es kann nun keinem Zweifel unterliegen, daß, wenn es gelänge, die Teilungsfähigkeit der Oocyte nach der langen Wachstumsperiode derart zu heben, daß das Ovocentrum seine volle Herrschaft über die ganze, solange gemästete Zelle entfalten kann, auch

ihr erster Teilungsschritt, die erste Richtungsteilung, zu einer ersten Furchungsteilung umgewandelt, die Oocyte also zu einer Keimzelle gemacht werden kann. Es bedarf also prinzipiell nur minutiöser gradueller Bedingungsänderungen, welche lediglich den Kontraktionsmechanismus betreffen, um die herangewachsene Oocyte vollkommen entwicklungsreif zu machen, die primäre, ohnedies bereits bedeutungslos gewordene Sicherung der Deszendenz völlig aufzuheben, die Einseitigkeit der sexuellen Differenzierung zu kompensieren. Daß nach dem Eindringen des Spermatozoons vor Vollendung der Richtungsteilungen keine Kernvereinigung und erste Teilung durch das Spermocentrum stattfindet, ist lediglich darauf zurückzuführen, daß jene zwangsläufigen Reaktionen auf das Eiwachstum die stürmischen ersten Teilungsversuche der Oocyte nicht aufzuhalten sind. Damit, daß sie ihre Ohnmacht, sich selbständig zu teilen, geoffenbart (und einen guten Teil ihres Kernmaterials verloren) hat, ist die Oocyte nicht reifer, sondern im Gegenteile meist geschwächt worden. Die Situation verhält sich etwa so, wie wenn ein kräftiger Mann einem schwankenden, geschwächten Weibe seinen Arm bietet, indem dieses sich nur lose einhängt und noch zweimal mit dem Aufgebot aller ihrer geringen Kräfte versucht, sich aufrecht zu halten. Dann faßt sie der kräftige Begleiter, er kompensiert ihre physischen Schwächen und ermöglicht ihr die volle Entfaltung ihrer ungeschwächten Leistungsfähigkeit. So verhält es sich auch bei der Eizelle, welche hinsichtlich ihrer kardinalen und für eine lange währende erste Periode der Entwicklung ausschließlich in Betracht kommenden und auch in den korrespondierenden Stadien der Phylogenese den Zellenstaat begründenden Funktionen durch die Richtungsteilungen nicht gestärkt und damit nicht „gereifter“ wird. Es erscheint daher mit Rücksicht auf die stets nachweisbare Lokalisation, in welcher die Teilung stattfindet, und diese stets prägnant ablaufende Reaktion auf das Eigefüge angemessen, von Richtungsteilungen zu sprechen. Sie sind in vielen Fällen bei anscheinend gleichartigem Eibaue das erste Zeichen, welches uns bei Ergänzung der Befunde beim Eiwachstum eine Polarität des Eibaues offenbart.

An den Samenzellen erfolgt dasselbe unicelluläre Phänomen: sowohl die 2malige rasche Teilung nach der Wachstumsperiode wie die als Reaktion auf die in der vorhergehenden Generation erfolgte Befruchtung aufzufassende Paarung der Kernsegmente und daher die Reduktion des Chromatinbestandes. Die sexuelle Differenzierung hat jedoch die Inäqualität dieser Teilungen aufgehoben.

Es entstehen 4 gleichalterige und gleichgroße Zellen. Auch damit ist die ursprüngliche Bedeutung dieser primären Sicherung der Deszendenz verloren gegangen. So wie die äqual sich teilenden Urahnenzellen dasselbe Schicksal teilten und keine Sukzession ihres Materials möglich war, so repräsentieren auch die 4 Spermatiden mangels jener Altersunterschiede, welche die Sukzession begründet hat, nur eine einzige Altersstufe. Die durch die immense Vermehrung der Ursamenzellen gegebene Sicherung der Befruchtung wird so auf das Vierfache erhöht.

Die Befruchtung gleicht nun auch die als zwangsläufige Folge des Wachstums der Geschlechtszellen entstandene Reduktion des Chromatinbestandes aus und schafft eine annähernd „normale" Kernprotoplasmarelation. Alle diese Erscheinungen gehören ins Gebiet der Cellularphysiologie. Sie sind richtungslose und ziellose Reaktionen des Zellenlebens und dürfen nicht teleologischen Gesichtspunkten und gewissen Dogmen von der Summierung der Vererbungsstoffe und Erbmassen unterworfen werden. Die Merogonie und die Vergewaltigung der Eizelle durch doppelte Befruchtung lehren, daß Reduktion oder Erhöhung des Chromatinbestandes für die Vollendung eines Somas belanglos ist. Summiert sich eine Doppelbefruchtung bei Wiederholung solcher Varianten, dann werden um so sicherer in den Geschlechtszellen des betreffenden Somas die Wachstumsvorgänge der erhöhten Kernplasmarelation entsprechend gesteigert sein und dann als zwangsläufige Reaktion jene intimen Vorgänge an den Kernsegmenten auftreten; um so gewisser werden jene beiden nacheinander folgenden Richtungsteilungen und die paarweise Sättigung erhöhter Affinitäten, die Zellenreduktion der Kernsegmente, erfolgen. So wirkt also die durch die Befruchtung geschaffene Kernplasmarelation durch die ganze Entwicklung und die weitere Lebensdauer bis auf das Eiwachstum nach, welchem bei vollem Kernbestande, bei der Einwirkung eines Vollkernes auf das Protoplasma, auch intensivere, stürmisch ablaufende Richtungsteilungen folgen. Gelänge es, künstlich eine parthenogenetische Vollentwicklung solcher Eier zu erzielen, so dürfte die Einschränkung des Kernbestandes schließlich in einem heranwachsenden weiblichen Individuum auch das Eiwachstum und die Kontraktilität der Eizellen derart beeinflussen, daß die zweite Richtungsteilung entweder unterbleibt oder auf halbem Wege sistiert, nachträgliche Verschmelzungen des zweiten Polkörperchens eintreten, wie dies für die Parthenogenese charakteristisch erscheint. Dadurch wird zwar der Kernbestand aufrecht erhalten. Das Unterbleiben der Befruchtung, der mangelnde

Einfluß eines teilungskräftigen Spermocentrums, die mangelnde Auffrischung durch neues, an allen Vorgängen beteiligten, insbesondere auch bei der Zellteilung durch den Stoffwechsel das Protoplasma beeinflussendes Kernmaterial wirken bis zum Eiwachstum und den Richtungsteilungen nach. Das Unterbleiben oder die Unvollkommenheit der zweiten Richtungsteilung wäre demnach an sich als ein Schwächezustand zu betrachten, die Bildung zweier Richtungskörperchen ist die letzte Reaktion des Teilungsmechanismus auf eine Vollbefruchtung.

Auch das von äußeren Lebensbedingungen abhängige Eiwachstum kann die Teilungs- bzw. Entwicklungsfähigkeit der Eizelle bestimmen, obgleich beide Erscheinungen nur Symptome eines das ganze Soma betreffenden Zustandes sind. Aphiden, Daphniden u. a. legen im Sommer viele und kleine, sich rasch parthenogenetisch entwickelnde, im Winter träge, nach typisch weiblicher Art arbeitende, große, der Befruchtung bedürfende Eier ab. In diesen Eiern spiegelt sich der ganze Zustand des Somas in beiden Jahreszeiten wieder. Das kurzdauernde, quantitativ und qualitativ die Teilungsfähigkeit der Ureier weniger schwächende Eiwachstum hat Parthenogenese zur Folge. Ob ein oder beide Richtungskörperchen abgefurcht werden, ob schon nach der 1. oder 2. Teilung durch die bei diesen Kontraktionsvorgängen entstandenen Stoffwechselprodukte, insbesondere des Kernes, der schlummernde Teilungsmechanismus schon so entfacht wird, daß er das ganze kleine Ei voll beherrscht, ist einerlei. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um eine katalysatorische (Bercelius-Ostwald-Loeb) Tätigkeit des Kernes, die erst allmählich die zur vollen Entfaltung des Teilungsmechanismus nötige Intensität, die Reaktionsschwelle erlangt. Die schwerfälligen, wie Lasthebel arbeitenden Wintereier sind ohnmächtig, bilden ihre Richtungskörperchen aus, gehen unfehlbar zugrunde, weil sie sich nicht teilen und einen Zellenstaat begründen können. Auch wenn das vollkräftige Spermocentrum mit der Spermakerne eintritt, bedarf es meist einiger Zeit, ehe die nur zum Teil katalytische Einwirkung voll zur Geltung kommt und die Teilung, die Entwicklung beginnt (Dauereier). Ein Mittelding repräsentieren diejenigen parthenogenetisch sich entwickelnden Eier, welche nach einer oder zwei Richtungsteilungen in die Entwicklung eintreten, Keimblätter bilden, dann aber erlahmen. Der Teilungsmechanismus der Zellen und auch andere Leistungen derselben, die durch die männlichen Elemente gesteigert werden, erweisen sich zu schwach, um die Entwicklung zu Ende zu führen.

Die Befruchtung wirkt in erster Linie als eine Entfachung, eine Steigerung der Teilungsfähigkeit der Eizelle, und wohl erst in zweiter Linie steht die Erhöhung anderer unicellulärer Fähigkeiten. Während die Bildung zweier Richtungskörper oder die mangelhafte Ausbildung des zweiten an sich als ein Schwächezustand aufzufassen ist, bedeuten diejenigen Fälle, in welchen nur ein Richtungskörperchen gebildet wird und die zweite Teilung äqual erfolgt und eine Parthenogenese einleitet, ein ursprünglicheres Verhalten, gewissermaßen einen sexuellen Indifferentismus, der in der Phylogenese der Vorläufer der sexuellen Arbeitsteilung war. Die Ureier mästen sich und wachsen heran. Ihre erste Teilung versagt und wird hochgradig inäqual, äußere Bedingungen machen sie abortiv. Die Stoffwechselprodukte, welche bei dieser Tätigkeit entstehen, genügen, um das Plasmagefüge derart zu kräftigen, daß die folgende Kontraktion die ganze Zelle beherrscht. So bedeutet also die Abkürzung und Einschränkung des Eiwachstums bei solchen parthenogenetisch sich vermehrenden Formen entschieden einen sehr ursprünglichen, sexuell indifferenten Zug. Die Eier erscheinen wieder als Keimzellen. Gäbe es bei solchen Formen keine Männchen, dann wären die Weibchen als ungeschlechtlich zu bezeichnen. Der Vergleich der sich parthenogenetisch und aus befruchteten Eiern vollziehenden Entwicklung, der aus Sommer- und aus Wintereiern entstehenden Tiere zeigt nebst dem tiefgreifenden Einfluß äußerer Entwicklungsbedingungen die eminenten Vorteile, welche die sexuelle Differenzierung und die deren Einseitigkeit ausgleichende, diese Arbeitsteilung einheitlich gestaltende und vollendende Befruchtung ermöglicht hat. Wir müssen diese Dinge so beurteilen, wie sie zustande gekommen sind, als unicelluläre Erscheinungen, die sich spontan, blindlings in den Tag hinein abspielen, komme nun, was kommen mag. Die übrigen Reaktionen auf das Eiwachstum, der ganze Entwicklungsgang sind Probleme für sich und werden hierdurch nur in untergeordneter Weise beeinflußt. Die Keimzelle hat durch alle diese unicellulären Funktionen nichts von ihrer Einfachheit eingebüßt — wie es Gegenbaur lehrte —, sie muß alles dies als eine unaufhaltsame Folgeerscheinung ihres Wachstums mit in Kauf nehmen und absolvieren, ehe sie in die Entwicklung eintritt, sozusagen frei wird, sich mit dem Spermatozoon beschäftigen kann. Es ist verfehlt, bei diesen Phänomenen von Tendenzen und von Zwecktätigkeit zu sprechen. Alle diese Erscheinungen gehören ganz und gar ins Gebiet der Cellularphysiologie. Es handelt sich nicht darum, eine Summation

von micellaren Erbmassen und ultramikroskopischen Vererbungssubstanzen zu verhüten, denn solche Dinge existieren nicht. Wir können sie nicht sehen, und nichts zwingt uns, sie anzunehmen. Was sich vor Beginn der Entwicklung abspielt, kann in solcher Hinsicht nicht anders beurteilt werden als die mannigfachen Copulationserscheinungen bei Protozoen, von denen einige auch bereits die Anfänge von sexueller Differenzierung zeigen. Diese Vorgänge werden als wertvolle Beiträge zur Cellularphysiologie betrachtet. Wir können doch unmöglich im einzelnen voraussehen, was die rezenten Einzelligen, wenn sie vielleicht einmal die Fähigkeit, sich im Verbande zu teilen, erlangt haben werden, im einzelnen für Formationen ausbilden werden, welche Erbmassen dabei ev. zu unterdrücken wären. Sie könnten es aber jederzeit, sobald diese einfache Bedingung erfüllt ist. Sollen sie für diese Eventualität vielleicht jetzt schon organbildende Substanzen mit sich führen? Alle rezenten Metazoen zeigen sexuelle Differenzierung und fügen sich dem Zwange der durch das Wachstum der Urgeschlechtszellen geschaffenen, vom Soma beherrschten und bestimmten Bedingungen. Vom Cnidarier bis hinauf zum Menschen, bei Hoch und Nieder werden prompt die Pol- oder Richtungskörperchen abgefurcht, welche ausnahmslos ihre ursprüngliche Bedeutung der primären Sicherung der Deszendenz eingebüßt haben. Was die Entwicklung bringen wird, wie groß und wie gestaltet das Soma ist, in dem die Geschlechtszellen schmarotzen, ist mit Rücksicht auf diese Reaktionen ganz belanglos, weder die Dottermenge, noch die Differenz der sexuellen Differenzierung steht zur Organisation in einem bestimmten Zusammenhange. Die befruchtete Keimzelle tritt als ein einfaches Zellindividuum in die Ontogenese ein, gleichviel, ob daraus eine Gastraea oder ein Mensch wird, im wesentlichen so, wie die Urahnenzellen das Metazoenreich gegründet haben. Nicht Präformation, sondern Prävalenzen unicellulärer Fähigkeiten, insbesondere des Teilungswachstums und die Bedingungen zu ihrer Entfaltung bestimmen die ersten Unterschiede.

Auf die Gastraea folgte in der Phylogenese wahrscheinlich schon unter obengenannter sekundärer Sicherung der Deszendenz, unter Förderung durch die Keimzellenbildung in zwangläufigem, spontanem, planlosem Weiterbau eine Form, die dadurch ausgezeichnet war, daß der erweiterte, sich mit Nahrungspartikelchen füllende Urdarm nach irgendeiner Seite hin sich umbog, mit dem Außenblatte in Verbindung kam und dann unter besonderen mechanischen

Bedingungen durchbrach. So entstand das Darmtier (Enterozoon). Die neugebildete Öffnung wurde zum Munde, der Urdarm blieb als After bestehen. Damit wurden der weiteren Entwicklung neue Bahnen, eine weitere Perspektive eröffnet. Das Enterozoon konnte kuglig bleiben. In dieser Form konzentrierte sich die Bewimperung in funktioneller Anpassung auf eine äquatoriale Gürtelzone, während an dem, dem After gegenüberliegenden oberen (vorderen) Pole der Achse die locomotorisch nicht beanspruchten Cilien zu langen Geißeln auswachsen, die zunächst als Steuer dienen. Auch der Darm konnte sich in beengtem Wachstume in einzelne Teile gliedern und diese wiederum enge Divertikel liefern, welche nicht mit der Nahrung direkt in Verbindung kamen und so zu Drüsen wurden. Auf solcher Stufe sind im wesentlichen gewisse Rädertiere, abgesehen von speziellen Abänderungen, stehen geblieben. Sie bilden rezente Belege für die primitive Organisation eines aus einer rundlichen Gastraea hervorgegangenen Enterozoons. Die freilebenden Vorfahren höherstehender Wirbelloser und der Wirbeltiere brachten es nur deshalb so weit, weil sie schon frühzeitig, vielleicht schon als Gastraeaden und sicherlich aber im Enterozoonstadium ein intensives axiales Längenwachstum eingeschlagen haben, welches die Enterozoonorganisation vollends auszunützen gestattet. Bei den Vorfahren der Wirbeltiere und des Amphioxus sowie einiger höherer Klassen der Wirbellosen war eine kardinale Errungenschaft die Bildung paariger Darmfalten, die zu beiden Seiten der durch die Mundbildung geschaffenen Symmetrieebene — wie später noch erörtert wird — durch minutiöse Wachstumsdifferenzen entstanden und in die weite Leibeshöhle vordrangen. Ihre erste und wichtigste Verwendung war wohl die Bildung der Keimzellen, die an einem in der Nähe des Darmes, der Nahrungsquelle gelegenen günstigen Orte vor sich ging. Dieses Feld nahm jedoch nur einen kleinen Teil der Falten in Anspruch, deren Wachstum zunächst keine Schranken gesetzt waren. Auf beiden Seiten wurde der Darm umwachsen, auf Rücken- und Bauchseite bilden die zusammenstoßenden Ränder der Falten Aufhängebänder, während derselbe Prozeß an deren Entstehungsstelle am Darme zur Abschnürung führte. So entstand ein epitheliales mittleres Keimblatt, welches eine neue Leibeshöhle einschließt, die dem Darme und seinen Derivaten eine gewisse Bewegungsfreiheit gewährt (enterocöles Darmtier).

An dem reichen Zellenmaterial des Mittelblattes war nun mannigfache Gelegenheit zur funktionellen Auslese und Steigerung der primi-

tiven Fähigkeiten, des Gemeingutes aller Zellen gegeben. Während Zellen des äußeren Keimblattes den primitiven Locomotionsapparat, die Wimperbewegung versahen, wurden sie von benachbarten, oder der Innenlamelle angehörigen Zellen des mittleren Keimblattes dadurch unterstützt, daß diese ihre kontraktile Fähigkeit in den Dienst der Allgemeinheit stellten und unter Verzicht auf andere Fähigkeiten diese eine Fähigkeit in funktioneller Anpassung steigerten und so zu Muskelzellen wurden. *Stentor* und andere Protozoen zeigen, wie in funktioneller Anpassung die unicelluläre Funktion der Kontraktilität gesteigert werden kann. Diese Entfaltung hielt mit der Zunahme des Längenwachstums gleichen Schritt. Den Vorfahren des Amphioxus und der Wirbeltiere war nun ein weiterer Erwerb gemeinsam, der sich zu den Chordoniern machte, womit bereits die Basis der Wirbeltierorganisation erreicht ist. Eine Wachstumsdifferenz und Beengung an der, dem Rücken zugekehrten Darmwand ließ dort eine mittlere Längsrinne entstehen, die dann bei fortgesetztem Wachstum in der gegebenen Architektonik der Gesamtheit zwangsläufig abgeschnürt wurde. Die primären Bedingungen dieser Wachstumsdifferenz werden später berücksichtigt werden. Dieses axial gelegene Rohr wurde zu einem soliden Strang, die Zellen schieben sich keilförmig zwischeneinander, und so entsteht eine geldrollenartige Zellensäule, die den primitiven elastischen Stützapparat, die Chorda dorsalis, darstellt. Die schlängelnden Bewegungen des Körpers haben an diesem axialen, isolierten Gebilde eine besondere primitive Fähigkeit, die einzige, die an dieser Stelle überhaupt zu entfalten ist, gesteigert. Es entstehen und sammeln sich Flüssigkeitstropfen (Vacuolen), deren Kompressibilität und Beweglichkeit den Ausgleich der Gestaltsveränderung bei großer Biegungsfestigkeit bewirken. Eine derbe Cuticularbildung entsteht und sichert den Zusammenhalt. Cuticularbildungen, Chitin u. dgl. abzusondern, ist, wie z. B. die Nematodeneier zeigen, eine Fähigkeit des gesamten Eizelle und daher auch aller ihrer Abkömmlinge. Das beengte Längenwachstum hat im epithelialen Mesoderm die Bildung von Querfalten zur Folge, womit dem Wachstum neue Bahnen gewiesen werden, die dann zwangsläufig zur Durchschnürung der queren Ringfalten, zur Segmentierung führen. Nachdem diese Schranken erreicht waren, bot sich dann seitwärts an der Chorda an der Abschnürungsstelle Gelegenheit zu profusem Wachstum dieser ventromedialen Abschnitte der Segmente zur Bildung freier Mesodermzellen. Schrankenlos, allenthalben vordringend, breitet sich das auf solche Weise freige-

wordene Zellenmaterial zwischen den einzelnen Formationen aus und liefert dann in funktioneller Auslese und Anpassung das Skelet- und Blutgefäßsystem. Die übrige mediale Wand der Segmente bleibt epithelial. Der gesamte Zellenstaat und insbesondere ihre Nachbarschaft geben ihr Gelegenheit, die Kontraktilität zu steigern und Muskelfibrillen zu differenzieren. Andere Fähigkeiten dieser Mesodermzellen können an dieser Stelle nicht entfaltet und müssen daher vernachlässigt werden. — Die schlängelnde Bewegung treibt der nahe dem Vorderende gelegenen Mundöffnung Flüssigkeit und Nahrung zu. Dadurch wird insbesondere der vorderste Darmabschnitt unter besonders günstige Assimilationsbedingungen gestellt, die ein intensiveres Wachstum zur Folge haben. Es entstehen Wachstumsdifferenzen zwischen dem Vorderarme und der Umgebung, die im Rahmen der Architektonik des Ganzen zu aufeinanderfolgenden Faltenbildungen an der seitlichen Wandung führen. So wie nun im Prinzipe derselbe Vorgang die Mundöffnung und das Enterozoon geschaffen hat, so schafft er nun das Darmkiementier. Es entstehen im Vorderdarme aus jenen Falten seitliche Spalten, die Kiemenspalten. Das mittlere Keimblatt dieses Gebietes, dessen, an bestimmten Stellen intensiveren Wachstums auswandernde Zellen zum Vermittler zwischen dem Darm und dem Körper werden, indem sie das Blutgefäßsystem aufbauen, entfaltet dann in dem zwischen den Kiemenspalten gelegenen Bogen die Kiemengefäße. So würde in großen schematischen Zügen aus der Gastraea das Enterozoon, das enterocöle Darmtier der Chordonier und ein Urfisch.

Es galt, nur in groben Umrissen, auf Grund der bei zahlreichen rezenten Wirbellosen und den Chordoniern sich darbietenden Befunde den epigenetischen Werdegang dieses fundamentalen stammesgeschichtlichen Entwicklungsganges freilebender Formen darzulegen, um zu zeigen, wie aus ganz einfachen Ausgangssituationen sukzessive, durch die Kette der sich epigenetisch ergebenden Bedingungen geleitet, die Grundform der Wirbeltierorganisation entstand. Die nur flüchtig skizzierten Momente werden anderen Orts ausführlich erörtert werden. Der geschilderte Zyklus hätte, eine entsprechende Dauerhaftigkeit der Urahnenzelle vorausgesetzt, zum Teil von einem einzigen Individuum durchlaufen werden können. Wie könnte man nun behaupten, daß „alle“ die Bedingungen zur Erreichung des Fischtypus bereits in der einfachen Ausgangszelle gegeben sind? Dies wäre etwa so, wie wenn man behaupten wollte, daß an einer menschlichen Keimzelle nicht nur die individuelle Organisation des

Säuglings determiniert sei, sondern auch die Art und Weise wie das Kind heranwächst, wie es heranreift, sich in die menschliche Gesellschaft einfügt und an welchen Alterserscheinungen es sterben werde. Daß die Urzelle nicht den ganzen Zyklus der Entstehung eines Urfisches als ein Individuum durchmacht, sondern eine ungezählte Reihe von Generationen (Ontogenien) sich vermittelnd, sozusagen auffrischend und die Dauerfähigkeit steigernd und neue Bedingungen schaffend einschieben, ändert an dem Prinzipe des epigenetischen Werdeganges nichts. In diesen Generationen wurde durch sukzessive Steigerung der wenigen primitiven Zellfunktionen, durch die Approvisionierung der ersten Entwicklungsstadien Schritt für Schritt unter riesiger Mehrung der Individuen in derselben Weise der Fischtypus erreicht. Auch die Eizelle der letzten Generation unterscheidet sich lediglich durch die Steigerung ihrer wenigen cellulären Funktionen, vor allem des Teilungswachstums (der Approvisionierung) und durch die Dauerhaftigkeit ihrer Abkömmlinge von der Urahnenzelle, wodurch jedoch ihr einfacher Zellcharakter nicht im mindesten verändert wird. Die rege Assimilationstätigkeit, die Aufnahme, Umarbeitung und Aufstapelung von Rohmaterial besorgen Eizellen nicht anders als Protozoen. Oft genug zeigen die Oocyten der Wirbellosen nach der Vollendung ihrer Wachstumsperiode intensive amöboide Bewegungen und führen gewaltige Evolutionen aus, welche die Amöben an Massenentfaltung in Schatten stellen (Eier der Kalkschwämme, von *Hydra*, *Rhynchelmis*, Nematoden u. a.). Sie betätigen auch als Dauerkeimzellen lediglich unicelluläre Fähigkeiten. Die von GEGENBAUR und HAECKEL inaugurierte Erkenntnis dieses Prinzips ist mit der Annahme von den Anlagesubstanzen unvereinbarlich.

KERSCHNER hat 1887 in seiner lehrreichen, die Quintessenz rationeller Entwicklungsphilosophie darstellenden Schrift über „Keimzelle und Keimblatt“ mit philosophischer Eleganz Gedankengänge über die Fortpflanzungs- und Organisationsverhältnisse der Lebewesen veröffentlicht, welche wertvolle Richtlinien für die allgemeinen Probleme enthalten. Der Autor geht von der Tatsache aus, daß die Keimzellen des Somas direkte Abkömmlinge der Keimzelle sind, welche das Soma begründet haben. Diesen Keimzellen steht, was celluläres Massenwachstum anlangt, jedes Infusor unter günstigen Bedingungen zum mindesten nicht nach. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Protozoen wird mit der Bildung der Metazoen verglichen und die Unterschiede festgestellt. Bei den Protozoen sind die einzelnen Zellen frei und gleichartig, bei den Metazoen sind sie verbunden und ungleichartig (oder vielleicht richtiger, sie sind verbunden und werden ungleichartig, sobald sie im Zellenstaat der funktionellen Aus-

lese und Anpassung verfallen). „Eben so wie die Theilstücke eines einzelligen Wesens diesen gleichen, weil sie ja Theilstücke desselben sind, eben so gleicht auch die von einer Eizelle eines mehrzelligen Wesens erzeugte polymorphe Kolonie derjenigen, aus der die Eizelle stammt, darum, weil diese ein unveränderter Theil jener Eizelle ist, aus welcher der Mutterorganismus stammt." Innerhalb des Organismus vermehren sich die (Ur-) Keimzellen nur durch reguläre Teilung, und die Produkte dieser müssen wir als durch und durch gleichartig ansehen. Die „unreifen" Keimzellen verhalten sich zu den reifen eventuell mit Dotter überladenen so wie der Hungerzustand eines einzelligen Wesens zu den vollständig gesättigten. L. KERSCHNER trat bereits damals mit aller Entschiedenheit der Annahme entgegen, daß in der Eizelle eine präexistente Differenz der Bestandteile (oder der Muttersubstanzen) vorhanden sei, „welche die morphologische und physiologische Eigenart der differenzierten Abkömmlinge der Eizelle bedingen". . . . „Eben so wenig nun als wir das Plasma der Eizelle durch das Auftreten des Deutoplasma, das sich ja schon für unsere Hilfsmittel als sekundärer Einschluss zu erkennen gibt, für specifisch verändert halten können, eben so wenig dürfen wir im Plasma der dotterhaltigen und dotterlosen Nachkommen der Eizelle einen qualitativen Unterschied vermuthen. Wir müssen vielmehr in allen, morphologisch noch sehr verschiedenen Furchungskugeln die qualitative Gleichheit des wirksamen Plasmas annehmen und die morphologische Verschiedenheit als den Ausdruck eines verschiedenen Funktionszustandes ansehen . . ." Diese wohldurchdachten und weite Konsequenzen eröffnenden Worte hätten sich vor allem als richtungsgebende Programmpunkte entwicklungsmechanischer Bestrebungen geeignet — leider sind sie lange genug ungehört verhallt —, sonst hätte die Mosaiktheorie nicht solche „Blüten" treiben können.

II.

Wir haben bisher in erster Linie die epigenetische Entwicklung freilebender Formen im Auge gehabt. Wie vollzieht sich nun die Ontogenese innerhalb der Eihülle, die im Laufe der Stammesgeschichte, gleichzeitig mit der Zunahme der Approvisonierung, immer derber und dauerhafter wurde, den Keim auf immer länger währende Perioden von der Außenwelt und gewissen, direkt wirkenden Bedingungen, welche diese für diese Entwicklung schafft, fern hält? Je intensiver und andauernder nun die Approvisionierung wird, um so mannigfaltiger wird die Art und Weise, wie sie sich vollzieht. Damit ist nun eine ganze Reihe von inneren Bedingungen und Variationen des Eiwachstums eröffnet, die sekundär an Stelle der primären im Freileben wirkenden äußeren Bedingungen die Entwicklung beeinflussen und vermöge ihrer Mannigfaltigkeit eine weite Divergenz der Organismen einleiten. Nicht die sich hierbei zunächst als Begleiterscheinung ergebende verschiedenartige, chemische Konstitution

sondern die rein physikalischen Momente der Aufnahme und Anordnung der Rohstoffe und die dadurch bedingte grobe Veränderung des Eibaues, der von der Organisation der Muttertiere abhängige Bau der Keimstätten, das Werk letzter epigenetischer Entwicklungsakte des Muttertieres kommt hierbei in erster Linie in Betracht. Die einfachste Variante ist eine geringe Exzentrizität in der Anhäufung der Nahrungsreserven. Es müßte mit ganz sonderbaren Dingen zugehen, wenn bei so langem Wachstume und so mächtiger Vergrößerung eine vollkommen gleichmäßige Tektonik der Eizelle gewahrt bliebe. Die Vermehrung der Nahrungsreserven, minimale Lageveränderung des Kernes, der am Aufbaue aller Reserven intensiv mitbeteiligt ist und bei der Vergrößerung der Zelle stets eine gewisse Minimaldistanz von der Oberfläche einhält, bedingen bereits eine dauernde Exzentrizität desselben. Das Ei wird dadurch polarisiert. Daß die Meridiane der ersten Teilungen dadurch bestimmt werden, ist in vielen Fällen ein nebensächliches Moment. Immerhin bieten die sich hierbei ergebenden intimen Reaktionen des Teilungsmechanismus, die Art und Weise, wie das dynamische Gleichgewicht der Strahlungen erreicht wird, wie sich der Teilungsmechanismus mit den eingelagerten ihn behindernden Zellprodukten abfindet, wertvolle Anhaltspunkte zur Ermittlung des Eibaues und zugleich lehrreiche Beiträge zur Lehre des Teilungsvorganges. — Bei Inäqualität der ersten Teilungen kann schon frühzeitig ein physikalisches, quantitatives Überwiegen einer Seite zustande kommen, welches, wie zahlreiche Wirbellose lehren, die weitere Entwicklung in ganz entscheidender Weise beeinflussen, eine ganz andere Herkunft des Zellmaterials für gewisse Keimblätter (Mesoderm) und Organbildungen bedingen kann. Diese simple, graduelle Inäqualität der ersten Furchungszellen, die doch mit spezifischen Anlagesubstanzen gar nichts zu tun hat und die durch einseitige oder allgemeine Behinderung des Teilungsmechanismus entsteht, kann unter der Wirksamkeit der epigenetisch sich ergebenden Bedingungskette Erscheinungen zustande bringen, die an einem „regulären“ freilebenden Enterozoon unmöglich erworben werden konnten. Wenn die Inäqualität erst bei einer dritten, meist latitudinalen Teilung zur Geltung kommt, dann spielt die richtungslos erworbene Ungleichartigkeit der Eizelle bei geringem Grade meist keine zwingende weitere Rolle. Die ungleiche Größe der ersten animalen und vegetativen Zellen wird unter Umständen im Blastula- und Gastrulastadium bei der weiteren Zellvermehrung vollkommen ausgeglichen, hinterläßt manchmal als solche

keine weiteren Folgen. Schließlich werden die Reserven gleichmäßig verteilt. Erfolgen auch die ersten Teilungen äqual, so ist deren Richtung für die weitere Entwicklung ohne Belang, so wie ursprünglich die Zahl und die Lagerung der Zellen der Blastäa belanglos waren. In der Blastula als Ganzes äußert sich nun die Polarität der Eizelle. Auf viele Zellen verteilt kommen in diesen graduelle Verschiedenheiten hinsichtlich der quantitativen Verteilung, der Komponenten der Nahrungsreserven, ob sie nun die ersten Teilungen beeinflußt haben oder nicht, sowie hinsichtlich der Assimilationstüchtigkeit, der Aufnahmefähigkeit zur Geltung. Reichlicher mit Dotter beladene Zellen sind größer, beanspruchen bei den Teilungen mehr Platz, können auch länger von ihren Reserven zehren und — gleich Lasthebeln arbeitend — sich intensiver teilen und wachsen. Damit ist bereits innerhalb gewisser Grenzen an der vollendeten Blastula jene fundamentale Wachstumsdifferenz gegeben, welche die Zellen der vegetativen Kalotte zu etwas regerem Teilungswachstum befähigt. Die ringsum von oben her andrängende, vorwiegend animale Nachbarschaft, eine äquatoriale Ringzone, beengt die vegetative Zellenplatte, deren plumpe Elemente sich in einschichtiger Anordnung senkrecht zur Oberfläche teilen. So muß diese unter einer gewissen Ringspannung durch Ein- oder Ausbuchtung sich vergrößern. Auch protoplasmareichere, kontraktilere, rascher arbeitende Zellengruppen können unter Umständen Vorsprünge gewinnen, Wachstumsdifferenzen schaffen und in beengtem Wachstum mancherlei Formbildungen hervorrufen, welchen die Epigenesis bei der funktionellen Auslese, Anpassung und der Steigerung ihrer Fähigkeiten dann neue Bahnen eröffnet. Damit sind nun sozusagen intra muros dieselben Wachstumsbedingungen gegeben, welche an freischwärmenden Blastäaden durch die Zusammenwirbelung der Nahrungsstoffe und andere Umstände am hinteren Pole einer eiförmigen Zellenblase bestanden. Auf solche Weise kommt also innerhalb der Eihüllen durch minutiöse Wachstumsdifferenzen, lediglich durch ein Mehr oder Weniger derselben Substanzen, nicht aber durch spezifische Anlagesubstanzen bedingt, die Urdarmbildung zustande. Die beim gesteigerten Wachstum erfolgende intensivere Resorption von Blastocölflüssigkeit, in anderen Fällen |der Außendruck der Eihüllen zwingt die vegetative Zellenplatte oder die am raschesten wachsenden Abschnitte derselben zur Invagination.

Bei dotterreichen Holoblastierkeimen, deren große, bei der Furchung mit der Hauptmenge des Dotters beteiligte vegetative

Hemisphäre durch paratangentiale Teilungen vielschichtig, zum Entoderm massiv wird, spielt sich das Ringen, sobald ein solcher Ausweg dem Wachstum eröffnet ist, in etwas anderer Weise ab. Jene erste Reaktion auf gesteigertes, ungleiches und daher beengtes Wachstum, welche an der einschichtigen hohen vegetativen Platte des Amphioxus-Keimes bereits die Invagination schafft, wird durch die Gewinnung der vielschichtigen Anordnung abgeschwächt und von der Oberfläche abgelenkt. Die freie Oberfläche des Entodermmassivs wird dadurch relativ immer kleiner, während sie bei Einschichtigkeit zunimmt. Das Entodermmassiv hat infolge der Eröffnung jenes Ausweges nach innen an Widerstandsfähigkeit eingebüßt, es weicht dem Andrängen der, wie Geschwindigkeitshebel arbeitenden, in geschlossener Anordnung an der Oberfläche vorwachsenden Micromeren. Die Zusammenschiebung des Entodermmassivs kann indeß nicht als Überwachsung bezeichnet werden, weil es sich um einen oberflächlichen Wachstumsausgleich, um eine Verringerung der freien Oberfläche und der senkrecht zu dieser erfolgenden Teilungen handelt. Es bleiben relativ immer weniger Zellen an der Oberfläche, das Micromerenfeld gewinnt absolut und relativ auf Kosten der vorwiegend schräg und paratangential sich teilenden Macromeren an Oberfläche. Auch bei den Ctenophoren werden z. B. die Macromeren nicht von den Micromeren überwachsen, sondern nur ihre freie Oberfläche, unter welcher der Kern liegt, eingeengt und dieser gegen den vegetativen Pol hin verschoben, woselbst dann die dritte Micromerengeneration abgefurcht wird. Es wird bei dieser in strenger Abhängigkeit erfolgenden Wanderung der Macromerenkerne und ihrer Plasmahöfe die intercelluläre Fläche vergrößert, die freie eingeengt. Dies ist für die Epibolie charakteristisch. Bei einer Überwachsung müßte der Kern und sein Hof überlagert werden. — Das breite Beschreiten des Ausweges nach innen zu bringt es nun mit sich, daß das Entodermmassiv der holoblastischen Anamnier — zu einer Zeit, in welcher bei einschichtiger Anordnung bereits die Gastrulation vollendet wäre und die Längenentwicklung der Gastrula einsetzen würde — von den in letzterem Prozeß selbständig eintretenden Micromeren an der Oberfläche immer mehr eingeengt wird. Es setzt also die Längenentwicklung des Ectoderms vor der Invagination ein, weil eben die Macromeren in jenem kritischen Momente einen anderen, für die Formbildung weniger vorteilhaften Weg betreten mußten. Es erzwingt dann erst die Ausbreitung der Micromerendecke — sonst ein Akt des Längenwachstums — in einer

zweiten Etappe jenen Grad der Anstauung, Spannung und Beengung in der Übergangszone, welcher eine Einsenkung der nun das Dach der Urdarmhöhle bildenden, sich anstauenden Übergangszone und zum Teil auch deren freie Überwerfung als einen die Invagination einleitenden Akt zur Folge hat. Das Entodermmassiv bildet den Urdarmboden und nützt nach innen strömend den neu eröffneten Ausweg in strenger Abhängigkeit von der Urdarmdecke aus. Sobald die Einsenkung entstanden, sozusagen bei einem zweiten Anlaufe ein kritischer Punkt überwunden ist, erscheint dem Ringen eine neue Situation eröffnet, die mit aller Beharrlichkeit immer mehr ausgenützt wird. Der Weg nach innen wird soweit als möglich verfolgt. Bei meroblastischen Anamniern sind diese Verhältnisse des Ringens der Randzone mit dem Keimsyncytiumrest, dem „Dotter", noch viel markanter ausgesprochen. Die Gastrulation ist stets der breiteste Ausweg der Situation; bei geringerer Reaktionsschwelle, bei geringerer Wachstumsdifferenz und -intensität entsteht an Wirbeltierkeimen prostomales Mesoderm. Alle diese Modifikationen der Gastrulation innerhalb der Eihüllen haben das Gemeinsame, daß das Eiwachstum durch die exzentrische Anordnung des Depots den Grund zu den Wachstumsdifferenzen legt, indem die aus dem Hauptlaboratorium des Plasmas hervorgehenden Blastomeren und Zellen anfangs zu gesteigerter Assimilation, also zu erhöhtem Teilungswachstum befähigt erscheinen. Diese Veranlagung zu ungleichem Wachstum, die erste Position im Ringen ist meist sehr fein abgestimmt — genau so wie auch das Eiwachstum feine Abstufungen in periodischer und räumlicher Hinsicht aufweist. Die erste, grobe Reaktion ist die Inäqualität der Furchung, eine zweite die Exzentrizität der Furchungshöhle, bei holoblastischen Anamniern die allmähliche Zunahme der Wanddicke gegen den vegetativen Pol, die nächste die Invagination an der Stelle der größten Beengung, das Aufeinanderprallen der beiden Partner in der äquatorialen Zone, womit dann dem Ringen neue Wege gewiesen sind.

Es ist eine bei länger andauerndem Eiwachstum unausbleibliche Begleit- und Folgeerscheinung, daß bei steter Größenzunahme der Oocyte der an allen Synthesen so lebhaft beteiligte Eikern nicht genau in der Polachse zentriert verbleibt. Hierbei ist stets zu beachten, ob beim Eiwachstum die Zufuhr des Rohmaterials nur von einer Seite (Stieleier) oder von mehreren Seiten und in welcher Intensität erfolgt. Auch die Richtungsteilungen, die Bewegungen des Spermatozoons geben reichlich Gelegenheit zur Lageveränderung des

Kernes, welche der Protoplasmahof nur bis zu einem gewissen Grade mitmacht. Damit werden aber dann bei der Furchung, wenn die Sektoren des Protoplasmas auf Zellengruppen verteilt werden, zwischen diesen wiederum graduelle Wachstumsdifferenzen geschaffen, welche in kritischen Momenten, wenn die Reserven etwas ausgenützt zu werden beginnen und die Leistungsfähigkeit der Zellen voll beansprucht wird, im kleinen Zellenstaate zur Geltung kommen müssen. Es werden also, wenn außer der Polarität auch noch eine die Bilateralität bedingende Exzentrizität nach irgend einem Meridian hin besteht, nach dieser Seite hin ebenfalls sekundäre Wachstumsdifferenzen entstehen. Nicht immer ergeben sich schon bei den ersten Teilungen Reaktionen auf diese, bei länger andauerndem Eiwachstum nicht ausbleibenden, unvermeidlichen, zwangsläufig sich einstellenden Begleit- und Folgeerscheinungen im polar bilateral gewordenen Eibaue. Häufig äußern sie sich in einer Inäqualität einer der beiden Kreuzfurchen. Bei einer und derselben Species kommt Äqualität und Inäqualität vor. Dies hängt davon ab, ob das Spermocentrum das Protoplasmagefüge derart beherrscht, daß es sein dynamisches Gleichgewicht bei Zentrierung in der Polachse gewinnt, der Kern und sein Plasmahof gewissermaßen aus der exzentrischen Anordnung in seinem Meridian hervorgeholt, in dieser Polachse eingestellt werden. Gelingt dies aber nicht, ist auf der einen Hälfte das Plasma durch vermehrte Dottereinlagerung geschwächt, so daß die Kontraktion der anderen Seite das Übergewicht erhält, so tritt inäquale Meridionalteilung mit ihren Folgeerscheinungen in der nächsten Phase ein. Dies sind vor allem cellular-physiologisch zur Ermittlung der Wirksamkeit des Teilungsmechanismus interessante Erscheinungen. Besonders markant ist die Reaktion dann, wenn die beiden ersten Längsfurchen inäqual sind und im Vierzellenstadium alle vier verschieden groß und ein Blastomer an Größe die anderen weit übertrifft (D-Quadrant). Auf dieses scheint dann die Hauptmasse des Dotters übergewälzt, der Teilungsmechanismus, die Kontraktilität der Zelle ist in diesem am meisten behindert worden. Diese Inäqualität oder besser Inäquantität der ersten Blastomeren schafft dann bereits sehr grobe Dispositionen zu ungleichem Wachstum und ungleicher Beengung, womit dem Ringen ganz charakteristische Bahnen und Richtungen, bindende, sich epigenetisch ergebende Wege vorgeschrieben werden. Bei der Ausbreitung der Micromerendecke, der Größe der sukzessive sich abfurchenden Micromerengenerationen kommt die Reaktion in sehr sinnenfälliger Weise zur Geltung. — Aber

auch dann, wenn die ersten Meridionalteilungen keine Spur der Bilateralität erkennen lassen, bleibt die Reaktion auf das Eiwachstum und den Eibau nicht aus, sie manifestiert sich nur etwas später, wenn der Dotter immer mehr aufgeteilt und aufgebraucht wird, das vielzellige Blastulastadium der holoblastischen Anamnier z. B. erreicht ist. Dann kommt die feine, intime Reaktion an jener Stätte des Ringens und der Beengung, an der Grenz- oder Übergangszone der trägen, wie Lasthebel arbeitenden Macromeren und der flinken Micromeren und ihrer Abkömmlinge zum Durchbruche. In demjenigen Quadranten, welcher bei Eiwachstum durch längere Zeit das Hauptlaboratorium barg, wo reichlich assimiliert und gearbeitet wurde, Kern und Plasma vereint tätig waren, besteht auch trotz der völligen Zentrierung der ersten Teilung in der Polachse noch ein Rest dieser Prävalenz, welcher die Abkömmlinge jenes Eiplasmaabschnitts zu erhöhter Assimilation, zu größerem Teilungswachstum befähigt. Dadurch wird jener Quadrant zur Dorsalseite, in ihm erreicht das Drängen zuerst jenen, zur Invagination führenden Höhepunkt, in ihm ist die Gastrulawand auch nach diesem ersten Akte zu gesteigertem, ungleichem Wachstum veranlagt. Damit kommen die im Blastulastadium latenten oder nur durch Viel- und Kleinzelligkeit der Wandung in den betreffenden Quadranten der Übergangszone sich äußernden Begleiterscheinungen des Eibaues zur vollen Geltung und eröffnen im Ringen eine weite Perspektive. — Stets setzt bei Wirbeltierkeimen die Urdarmbildung an der teilungskräftigeren Seite früher ein. Die Gastrulawand wächst dann in beiden Keimblättern auf dieser Seite etwas rascher, und so entstehen die z. B. an der Amphioxus-Gastrula besonders klar zu überschauenden durchaus epigenetischen Bedingungen für jene beengten Längsfaltenbildungen, aus denen dann die Cölomsäcke, das mittlere Keimblatt, die Chorda dorsalis und auch eine besondere Bildung des äußeren Keimblattes, die Neuralplatte, hervorgehen. Aus letzterer entsteht dann das Zentralnervensystem. Vielleicht verdanken diese Chordonier auch in der Phylogenese einer solchen Variante des Eiwachstums, die sich bei der Vergrößerung des Eies von selbst ergibt und neue Bahnen eröffnet, ihre Entstehung. Was die Keimzelle als solche zu dieser fundamentalen Organisation beisteuert, ist ein äußerstes Minimum von quantitativen Prävalenzen und Dispositionen, welchem nur durch den Rang als erste Bedingung eine gewisse Bedeutung gesichert ist. Jene aus lediglich graduellen quantitativen Verschiedenheiten in der Aufspeicherung der Reserven und der Assimilations-

arbeit sich ergebende Polarität und Bilateralität ist alles. Nur in dieser Hinsicht können die Vorgänge, welche sich an der Eizelle abspielen, schöpferisch, originell geradezu formbildend wirken.

Auch dadurch wird der einfache Zellcharakter der Keimzelle nicht verändert. Diese graduellen Differenzen kommen doch erst im Rahmen des Zellenstaates, in der Architektonik einer Gastrula, in der epigenetisch sich ergebenden Bedingungskette der Wachstumsdifferenzen zur Geltung. Diese sich immer mehr verdichtende und verzweigende Bedingungskette, gleichfalls das Charakteristikum einer Zellengemeinschaft, bestimmt und leitet die weitere Formbildung und Differenzierung. Der Urdarm, die Chorda, das Mesoderm und die Neuralplatte entstehen doch alle mit denselben Mitteln und haben in der Eizelle dieselbe Ausgangsbedingung, nämlich einheitlich jene bilaterale Polarität. „Die" Bedingungen ihrer Entstehung bestehen in der Eizelle im einzelnen noch gar nicht; sie sind z. T. das Werk des Zellenstaates. Wie könnte man also behaupten, daß „alle Bedingungen" zum Aufbaue dieser grundlegenden Formation der Wirbeltierorganisation sogar mit allen individuellen Variationen in der Eizelle gegeben sind und sich darin die Eizellen unterscheiden? Sollten etwa Urdarm-, Chorda-, Mesoderm- oder Kiemenspalten bildende Substanzen in der Eizelle deponiert sein? So läßt sich also bereits an den ersten Verästelungen der Organisation des Zellenbaumes die Unrichtigkeit der Ansicht darlegen, daß in der Eizelle sogar „alle Bedingungen vereinigt sind", daß daraus eine bestimmte Species mit all ihren individuellen Charakteren hervorgehe. Jene Polarität und Bilateralität der Keimzelle hat genügt, um im Vereine mit anderen Bedingungen das Wachstum so zu leiten, daß bei Abschluß der Außenwelt jene ersten kritischen Momente überwunden werden, die durch den Ausfall von Außenbedingungen bei der Urdarmbildung innerhalb der Eihüllen gegeben war. Auch die weitere Differenzierung, die funktionelle Auslese des Zellenmaterials vollzieht sich in derselben Weise, wenn auch etwas später, und darin liegt der große Vorteil gegenüber einer frühzeitigen Indienststellung und Differenzierung, welche das Teilungswachstum hemmt und schließlich sistiert.

Die Einschränkung der die Urdarmbildung veranlassenden äußeren Entwicklungsbedingungen und die Vergrößerung des Komplexes und der Sukzession der inneren Entwicklungsbedingungen sind zwei stammesgeschichtliche Prozesse, die miteinander in reziproken Verhältnisse stehen. Die Etablierung der inneren Bedingungen vollzog sich ganz allmählich unter der Sicherung der äußeren ur-

sprünglichen Bedingungen. Die exzentrische Anordnung des Dotters hat die Invagination ebenso ziel- und tendenzlos, aber zwangsläufig als Reaktion der Epigenesis zur Folge gehabt und gesichert, wie der Erwerb der Teilung im Verbande den Metazoenstaat begründete oder das Eiwachstum die Conjugation der Kernsegmente bedingte.

Zu den klassischen Beispielen, um die Wucht der Epigenesis, die aus Gleichartigem Ungleichartiges schafft, zu zeigen, gehört in erster Linie auch die Entwicklung der Nematoden, in welcher die durch das Eiwachstum gegebene Disposition sowie der Einfluß der vom Ei selbst abgeschiedenen Eihülle auf die Entwicklung überaus markant in Erscheinung tritt. Äußere und innere Entwicklungsbedingungen eifern sozusagen um die Wette, indem sie das Ringen der ersten Blastomeren entscheidend beeinflussen. Die Untersuchung dieser überaus interessanten und lehrreichen Verhältnisse hat in erster Linie mit der Ermittlung der Bedingungen des Eiwachstums zu beginnen, welche namentlich bei Ascariden (Rhachiseier), aber auch bei Rhabditiden (infolge des Heranwachsens in den engen Eiröhren) dem Ei eine ganz bestimmte Polarität verleiht. Bei den Rhachiseiern ist dieser Umstand, so wie bei anderen Stieleiern, auch noch durch die mechanische Beanspruchung des Plasmagefüges kompliziert, wozu dann noch die einseitig streng lokalisierte Zufuhr des Nährmaterials durch die Rhachis kommt. So wird über die Verteilung des Hauptlaboratoriums und des Depots in der Eizelle entschieden. Diese beiden Momente beeinflussen nun das Plasmagerüst in eigenartiger Weise. Wir können den Dotter nicht auspinseln, um die durch das Eiwachstum herbeigeführte Modifikation des Eibaues darzustellen, und erwarten mit um so größerer Spannung die ersten Reaktionen auf den Eibau bei den ersten Teilungen, welche stets hinreichend Rückschlüsse auf den Eibau gestatten, das Studium des Eiwachstums also ergänzen. Da zeigt sich nun, daß die erste Spindel wie bei allen anderen Formen zuerst latitudinal eingestellt ist, das Strahlensystem sein Gleichgewicht findet, als käme es zu meridionaler Teilung. Alsbald aber schwenkt die Spindelachse um 90° in die Polachse des Eies um, und eine latitudinale erste Teilung, welche ein animales und ein vegetatives Blastomer sondert, ist die Folge. Wie ein Holzstäbchen, welches spreizend zwei nebeneinander gespannte Gummifäden auseinanderdrängt, in dieser Situation in labilem Gleichgewichte ist und bei der geringsten Bewegung parallel mit den hierbei zusammenstrebenden Gummifäden eingestellt wird, so zeigt auch die Kernspindel und das gesamte

übrige Strahlensystem in latitudinaler Einstellung eine ungemein labile Gleichgewichtslage, und erst durch die Drehung in die Polachse wird ein harmonisches, dynamisches Gleichgewicht erlangt. Dieses Spiel wiederholt sich nun bei den weiteren Teilungen der vegetativen Blastomeren, die wiederum latitudinal erfolgen, während an den animalen Zellen die Tochtercentren bei ihren folgenden Teilungen auf kürzestem Wege auseinanderweichen, so daß Meridionalteilungen die Folge sind. Dasselbe gilt auch für die von den vegetativen Blastomeren abgefurchten mittleren Blastomeren. Diese Verschiedenheit der animalen und vegetativen ersten Blastomeren sind auch noch auf die Einseitigkeit des Wachstums der Stiel- oder Rhachiseier zurückzuführen und erscheinen als Probleme der Cellularphysiologie des Teilungsmechanismus. Wir müssen diese Verhältnisse als solche aufklären, als wüßten wir gar nicht, was folgt, denn die Annahme, daß sie zum „Zwecke“ hätten, spezifische, organbildende Substanzen frühzeitig zu sondern, kann doch wohl nicht ernst genommen werden. — Im Acht- und Sechzehnzellenstadium beginnt nun innerhalb der engen Eikapsel, die so zäh und undurchdringlich ist, daß sich die Keime einige Tage lang in absolutem Alkohol entwickeln können, das Ringen der in ihrer Ausdehnung beengten Blastomeren. Namentlich ist es die Beengung in der Längsrichtung, die nach Erreichung der T- und der pilzförmigen Gruppierung zu mancherlei Drehungen des vertikalen T-Schenkels dazu führt, daß die mittleren Blastomeren ihren Anteil an der späteren Dorsalseite völlig aufgeben müssen und ventralwärts ausweichen. Dieses minutiöse Ringen, auf dessen weiteren Verlauf wir in der Hauptarbeit ausführlicher zurückkommen, bildet ein ungemein fesselndes Schauspiel für den Epigenetiker, der das spontane, planlose, ziellose in-den-Tag-Hineinbauen unter sorgfältiger Analyse der ganzen Situation des Ringens, aller sich epigenetisch ergebenden Bedingung verfolgt. Wir können die ganze Nematodenentwicklung grobmechanisch aus jener einfachen, die ganze Zelle, nicht kleinste Teilchen einer Intimstruktur, betreffenden Ausgangssituation und der Beengung der von der ganzen Keimzelle — was immer aus den einzelnen Territorien hervorgehen möge — abgeschiedenen Eihülle geradezu restlos erklären, wenn wir die Entwicklung als einen Ringkampf verfolgen. An dieser Stelle werfen wir nur die eine Frage auf: was würde geschehen, wenn wir die Eihülle entfernen könnten, wenn wir diesen Faktor, der in allen Stadien entscheidend eingreift, die Blastomeren da und dort zum Ausweichen zwingt, damit die Gruppierung und Verwendung

des Blastomerenmaterials indirekt bestimmt, eliminieren könnten? Sei es, daß wir dem *Ascaris*-Weibchen und damit dem Eiwachstum das Nahrungsmaterial zur Schalenbildung entziehen oder die Schale entfernen? Die Entwicklung der *Ascaris*-Riesen (aus Doppeleiern) vermag uns nur eine schwache Vorstellung davon zu geben. Die Ausschaltung dieser einen äußeren Bedingung — der Eihülle — würde eine ganz andere Furchungsweise, eine langgestreckte Tonnenform mit regulärer Alternativfurchung, eine Koordinatenfurchung zur Folge haben, die ganze Anordnung und Verwendung des Zellenmaterials würde eine gänzlich verschiedene sein. Wollen wir dann dieser äußeren Bedingung, die genau so wirkt wie so viele, viele andere, eine direkte mesodermbildende usw. organbildende Wirkung zuschreiben — etwa wie dem abgekappten Dotterlappen von *Dentalium*-Keimen, oder wollen wir die Erreichung dieser Organisation als Epigenesis erkennen? Was würden die Keimblätter und organbildenden fiktiven Stoffe in diesem Falle ohne Eihülle nützen? Eine andere Frage wäre die, was denn geschehen würde, wenn wir die dem vegetativen Pol entstammenden sog. Propagationszellen, die nach der letzten Latitudinalteilung eine Ruheperiode durchmachen und, von den Nachbarzellen überwachsen, ins Innere gedrängt werden, ins Ectoderm transplantieren und durch eine Ectodermzelle ersetzen würden? Wir haben keinen Grund, daran zu zweifeln, daß die ehemaligen Propagationszellen unter den neuen Bedingungen zu rechtschaffenen Ectodermzellen würden und die genau in die Anordnung der Propagations- oder Urgeschlechtszellen gebrachten Ectodermzellen, unter genau dieselben Bedingungen gesetzt, auch dasselbe, nämlich die Keimschläuche, liefern müßten. Wir haben a priori an der Gleichartigkeit der ersten Blastomeren und aller indifferenten Zellen, am Bestehen von graduellen und quantitativen Unterschieden im Zellengefüge festzuhalten und würden die Entwicklung in ein Zerrbild verwandeln, wenn wir in den ersten Blastomeren gemischte Organanlagen und mystische Attraktionssysteme vermuten wollten, die beim weiteren Fortgange der Furchung isoliert, gesondert würden, um ihre märchenhafte Tätigkeit zu entfalten. Was bliebe also von der „Mosaikarbeit", von der „determinierten Furchung" übrig, wenn wir die Eihülle entfernen könnten? Diese eindringliche Frage haben wir uns stets bei der Verfolgung der Nematodenentwicklung zu vergegenwärtigen. Könnten wir andrerseits ein nacktes, hüllenloses Ei vom Bau jenes Rhachiseies in eine so enge Eihülle zwängen, so würde auf dem Wege der Mutation eine ganz andere Verwendung

des Zellenmaterials, eine neue Art entstehen, falls das Neugewonnene sich behaupten kann.

Unzählige andere, sich bei unbefangener, beim Eiwachstum ausgehender, die Reaktionen des Teilungsmechanismus, die weiteren Folgeerscheinungen des Eiwachstums im Geäste des Zellenstammbaumes prüfender formaler Analyse sich ergebenden Befunde ließen sich hier noch anführen; auf das eine oder andere Beispiel wird noch gelegentlich zurückzukommen sein. Es gibt nur zwei Gesichtspunkte, um die bei der mikroskopischen Untersuchung der Keimzellen nicht darstellbare und nicht sichtbare Eigenart des Eibaues hinsichtlich der Formbildung zu erkennen: die Verfolgung des Eiwachstums und die Ermittlung jener Kette von Reaktionen auf dasselbe, welche sich bei der primitiven Betätigung unicellulärer Fähigkeiten, vornehmlich des Teilungswachstums, im Laufe der Entwicklung ergibt. Die erstere Untersuchung zeigt uns die Bedingungen, unter denen der Eibau zustande kommt. Das Soma verhält sich zur schmarotzenden Oocyte wie ein Stück Außenwelt. Meist zeigt das Studium des Eiwachstums ungemein deutlich den Erwerb der Veranlagung zu ungleichem Wachstum oder von Prävalenzen des kontraktilen Plasmagefüges. Damit werden innere Entwicklungsbedingungen bereits analysiert. Die Entwicklung zeigt dann die Reaktionen darauf. Nicht durch Rubrizierung mit fiktiven Anlage- und organbildenden Substanzen, sondern durch eine das Gebiet der Cellularphysiologie ganz wesentlich erweiternde Untersuchung des Eiwachstums und des Eibaues, seines Erwerbes und seiner Reaktionen im jungen Zellenstaate wird der Grundstein zur Entwicklungs- und damit auch zur Vererbungswissenschaft gelegt. Wenn sich lokale Färbungen als eine besondere, z. T. auch von äußeren Bedingungen abhängige unicelluläre Leistung beim Eiwachstum ergeben, so ist diese Begleiterscheinung zunächst auf ihre Konstanz zu prüfen; wenn farblose Keime oder solche, welche z. B. bei *Strongylocentrotus* den Pigmentring ganz abseits und schräg verschoben zeigen (Garbowsky), sich ebenso entwickeln wie gefärbte, so mahnt uns dies zur Vorsicht. Es ist sehr fraglich, ob die Pigmentierung als äußerer, sinnenfälliger Ausdruck der Veranlagung zu grundlegenden Wachstumsdifferenzen gelten kann — um etwas anderes in solcher Hinsicht kann es sich nicht handeln, denn es ist geradezu absurd, lokalisierte Pigmentbildung an der Eioberfläche mit Organbildung in Zusammenhang zu bringen. Wenn man den Bedingungen nachspürt, unter denen diese Pigmentierung während des Eiwachstums zustande kommt, wird

man der Harmlosigkeit dieser von den Entwicklungsmechanikern in Ermangelung anderer sinnenfälliger Anhaltspunkte so aufgebauschten cellularen Sondererscheinung gewahr. Wir können leider nicht aus einer Keimzelle den Dotter so auspinseln, wie aus einer Milz die Blutkörperchen, um das kontraktile Plasmagerüst und seine, beim Eiwachstum erworbenen Verstärkungen darzustellen. Wir können auch nicht durch Massage eine gleichmäßige Verteilung des Dotters in der Keimzelle erzwingen, die bilaterale Polarität aufheben und damit so grobe Veranlagung zu Wachstumsdifferenzen und alle Folgeerscheinungen und Reaktionen eliminieren, die Entwicklung aufheben. Das Experiment ergibt andrerseits, daß isolierte erste Blastomeren, sofern sie noch den Schwellenwert jener Veranlagung zu Wachstumsdifferenzen besitzen, ihre Quadranten annähernd die groben Massenverteilungen, welche diese simple Disposition gewährleisten, zeigen, Vollentwicklung eingehen. Der Vergleich des den so mannigfach variierten Erscheinungen dieser Art Gemeinsamen läßt uns jedoch in dieser ganz groben, durchaus nicht feinste Teilchen und schematische Intimstrukturen betreffenden, polaren Bilateralität des Gesamtbaues den wichtigen, das Ringen, die Formbildung einleitenden, die Epigenesis eröffnenden Faktor erkennen. Durch diese grobe Situation werden grundlegende Prozesse (Gastrulation) und alles, was sich an diese Situation schließt, nicht nur „beeinflußt", sondern direkt geschaffen, erzwungen. Immer feiner und vielseitiger werden die Reaktionen auf diese Ungleichheit und Inäquantität, im Vergleich zu denen die Gastrulation als ein grobes erstes Phänomen erscheint. Unvoreingenommen durch die Erfahrung an älteren Stadien — etwa wie bei der progressiven Untersuchung unbekannten Materials — müssen wir diese Reaktionen verfolgen und dem epigenetischen Erwerbe Rechnung tragen, als wüßten wir nicht, was kommen werde. Die Erfahrungen an älteren Stadien fördern die Untersuchung jüngerer Stadien nur insofern, als sie die ersten Situationen, an denen ein neues Ringen, eine neue Divergenz den Ausgang nimmt, durch regressive Verfolgung auf die allerersten, ganz unscheinbaren Anfänge dieser Separierung im Zellenstaate, den ersten Beginn der Bildung von Staaten im Staate deutlicher erkennen und so die Aufdeckung der Bedingungen dieser, stets nur unvollkommenen Sonderungen leichter ermitteln läßt.

Wenn nun ein junger Zellenstaat nach mancherlei Reaktionen auf die beim Eiwachstum und weiterhin sich ergebenden Bedingungen, als Gastrula oder als junger Chordonier die Eihüllen sprengt, sein

Freileben beginnt, so tritt nun die weitere Entscheidung heran, welche cellulären Fähigkeiten die in verschiedenen Schichten und Situationen angeordneten noch indifferenten Zellen, die bisher nur der Teilung oblagen, im Kampfe ums Dasein verwenden und steigern werden. Hierbei ist es gleichgültig, ob der noch unbeholfene Organismus noch Dottermitgift besitzt oder seine bescheidendsten Lebensbedürfnisse ganz aus der Außenwelt deckt, sich demgemäß langsamer weiter entwickelt. Es frägt sich also, wie die Arbeitsteilung in dem kleinen, bereits vielgestaltigen Staate erfolgt. Hierbei kann es keinem Zweifel unterliegen, daß prinzipiell genau dieselben Vorgänge stattfinden, dieselben Entscheidungen getroffen werden, welche uns vollendete Organismen in wechselndem Milieu darbieten. Die funktionelle Auslese und Anpassung der jeweils tauglichen und vorteilhaften Fähigkeiten des cellulären Repertoires macht sich an den von allem Anfange an freilebenden und den bereits mit geringer Organisation ins Freileben eintretenden Formen in derselben Weise geltend wie an hochorganisierten längst im Freileben stehenden Formen. In all diesen Fällen der Differenzierung, die noch in einem besonderen Abschnitte berücksichtigt werden soll, bei den einfachsten wie den kompliziertesten Verhältnissen können wir uns doch stets fragen, was denn die Formationen, deren erste Entstehung und weitere Entwicklung wir verfolgen, unter den jeweiligen Verhältnissen und Bedingungen im Zellenstaate Anderes oder Besseres leisten könnten. Soll die zwangsläufig, grobmechanisch durch völlige Ausnützung des Ausweges, der sich dem beengten, graduell gesteigerten Wachstum durch die Abfaltung ergeben hat, zustande gekommene Chorda vielleicht Muskelfibrillen oder secernierende Darmepithelien hervorbringen? Sind denn klägliche Gängelbänder von organbildenden Substanzen, „Mesoplasma“, „Rippenplasma“ bei Ctenophoren (nach Fischel), Skeletchromosomen bei Echiniden nötig, um als Funktion der Gelegenheit per exclusionem diejenige Gestaltung und Differenzierung zu veranlassen, diejenige Fähigkeit des bescheidenen Repertoires einer Einzelzelle zu steigern, welche möglich verwendbar nnd entfaltbar ist? Nicht von spezifischer Befähigung, sondern von der Unpassendes ausschließenden Verwendbarkeit, von exklusiver Differenzierung sollte die Rede sein, wenn die ersten und auch die folgenden Schritte der Organisation des Zellenstaates untersucht werden. —

Von den zahllosen Dokumenten durchaus epigenetischer Gestaltung soll aus den fundamentalen Entwicklungsvorgängen an einem

Wirbeltierembryo die Entstehung der Leber und der Schilddrüse angeführt werden. Fast in der ganzen Wirbeltierreihe entsteht an der Stelle, wo sich das im weiten Gebiet der Area vasculosa mit Nahrungsstoffen beladende, unter Umständen auch mit Sauerstoff versehene Blut im Sinus venosus sammelt, und dort, wo derselbe Blutstrom, an die ventrale Wand des Kiemendarmes anprallend, sich entzwei teilt, eine lokale, überaus lebhafte Proliferation des Darmepithels. Es liegen hinsichtlich der ersten Bedingungen dieses Geschehens ganz ähnliche Verhältnisse vor wie bei der Invagination freischwärmender Blastäaden. Lokale Steigerung des Teilungswachstums, durch überaus günstige Assimilationsbedingungen schrankenlos gefördert, schaffen Wachstumsdifferenzen mit der nicht unter so günstigen Bedingungen stehenden, daher im Wachstume zurückbleibenden Nachbarschaft. Das beengte Wachstum führt zu lokaler zirkumskripter Zellenvermehrung, zur Divertikelbildung an der Epithelschichte. Daß unter den gegebenen Verhältnissen die Zellen an ihrer basalen, in die immer reichlicher strömende Nahrungsquelle eintauchenden Seite sich vergrößern, der Komplex sich hier vorwölbt und balken- und zapfenförmig oder als gegen das Darmlumen offenes Divertikel in die Blutbahn hineinwächst, ist doch die unmittelbarste Folge jener günstigen Ernährungs- und Assimilationsbedingungen, welche epigenetisch zustande kommen und Wachstumsdifferenzen auslösen. Was da geschieht, vollzieht sich zwangsläufig, als eine Kette spontaner Reaktionen sozusagen als das Werk der Augenblicke. Jeder Zellenkomplex, gehöre er dem Ectoderm, dem Entoderm oder der Subgerminalschicht an, müßte unter solchen Umständen sich genau so gestalten. Sollten hierzu nun organbildende Plassonten, determinierende Kräftequalitäten, ultramikroskopische Anlagesubstanzen, spezifische Fermente, Atomverkettungen und andere Gängelbänder einer durchaus epigenetischen Entwicklung nötig sein? Wie sollten diese „leberbildenden“ Substanzen in der Keimzelle lokalisiert sein, wenn z. B. bei den Vögeln der ganze Abschnitt des Epithels, welcher unter so überaus günstigen Bedingungen zu zirkumskripter und beengter Proliferation angeregt wird und den sich weiterhin ergebenden speziellen Bedingungen fügen muß, von einem ganz winzigen Abschnitte der Subgerminalschicht gebildet wird, der im Millionenstaate der Keimscheibe, noch beim Auftreten des ersten Dorsalsegments, vielleicht von einem halben Dutzend Zellen repräsentiert wird? Zur Zeit der Entstehung der vorderen Darmpforte bildet doch etwa ein Dutzend Zellen das

Material, aus dem das ventrale Epithel des gesamten von der Rachenhaut bis zum Ductus omphaloentericus reichende Intestinaltractus und aller seiner Derivate entsteht, nachdem die von His und anderen postulierte ventrale Darmnaht nicht stattfindet! Wie sollten in jenen Zellen Plassonten und organbildende Stoffe für die Schilddrüse, die Lungen, die Leber, die ventralen Pancreasabschnitte, die Speiseröhre und die Magenwand lokalisiert und aktiviert werden? Wie kann man dieses durchaus epigenetische Geschehen mit der Mosaiktheorie vereinbaren? Jene Zellen der mittleren Abschnitte der ebenso epigenetisch, infolge des beengten Längenwachstums entstehenden vorderen Darmpforte sind wiederum die nächsten Verwandten der über ihnen liegenden Zellen der Germinalschicht, welche im Laufe der weiteren Entwicklung Elemente der Hirnwand bilden werden. Es wäre also dann im Furchungsstadium die überraschende und eigenartige Kombination von Leber-, Schilddrüsen- und Ganglienzellen bildenden Substanzen oder deren Protofermenten und dergleichen in einer Zelle anzunehmen, die dann wohl erst durch qualitative Zell- und Kernteilung gesondert und durch mystische Einwirkungen des Ganzen auf seine Teile an den richtigen Ort des Zellenstaates gebracht werden müßten. So führt also die Mosaiktheorie bei ihrer Anwendung auf die Entwicklung der höheren Wirbeltiere auf ganz ergötzliche Weiterungen, die es wohl begreiflich erscheinen lassen, daß der die Situationen und Bedingungen des Geschehens beschreibende Embryologe diesen „Erfolgen“ der Entwicklungsmechanik sehr skeptisch und ablehnend gegenübersteht. Daß aus jenen, durch zirkumskripte Proliferation entstandenen Divertikeln, Balken und Zapfen die Leber bzw. die Schilddrüse wird, ist ebenso das Werk der Epigenesis wie deren erste Entstehung. Beide Formationen steigern diejenigen ihrer Fähigkeiten, welche schon bei ihrer ersten Entstehung durch die überreiche Ernährung gefördert werden. Beide werden zu ungemein blutreichen Organen, sie reißen gewissermaßen den Blutstrom an sich. Die späterhin verschiedene Zusammensetzung des in sie eintretenden, vom Darme sich sammelnden bzw. des arteriellen Blutstromes bedingt eine erhebliche Divergenz in der Art ihrer Zelltätigkeit und Secretion. Alles erfolgt in innigster Abhängigkeit von den sich weiterhin durchaus epigenetisch ergebenden, inneren, in der Keimzelle noch nicht bestehenden Entwicklungsbedingungen.

Noch niemand hat in weiterer Ausführung der Mosaiktheorie Amnion- oder Allantois-bildende formative Substanzen ange-

nommen, obgleich die Entstehung dieser Formationen unter keinen anderen Wachstumsbedingungen erfolgt als diejenigen fundamentaler Organanlagen des Embryos. Allerdings sind in diesen Fällen die sich durchaus epigenetisch ergebenden Bedingungen, die doch ganz unmöglich schon in der Keimzelle im einzelnen festgelegt sein können, geradezu handgreiflich, — obgleich eine genaueste Feststellung der Bedingungen, unter denen die Längenentwicklung eines Embryos, in der Wölbung der Keimscheibe, in welcher alle Sectoren der Gastrulawand einander hemmend entgegenwachsen, statt wie beim Amphioxus miteinander frei und ungehindert sich zu entfalten, erfolgt, die unerläßliche, bisher noch nicht voll gewürdigte Voraussetzung solcher Untersuchungen ist.

Die Ausgestaltung des Herzens ist gleichfalls ein prägnantes Beispiel der Epigenesis. Die erste Entstehung des Herzschlauches ist von inneren Bedingungen abhängig, die nicht von der Funktion diktiert werden. Beengtes Wachstum, das sich epigenetisch ergebende Ringen der Teile unter beengten Verhältnissen, bei Amnioten z. B. das Ringen des paraxialen mit dem vorgelagerten, in derselben Schicht und in einer ganz flachen Wölbung sich ausbreitenden prostomalen Mesoderm führt grobmechanisch jene Faltenbildungen herbei, die sogenannten Herzfalten, deren Entstehung namentlich beim Kaninchen in ihren Bedingungen leicht zu überblicken ist. In die Herzfalten und auch unter die benachbarte, viscerale Mesodermlamelle dringen schon vorher zur Disposition stehende freie Mesodermzellen vor, die vorwiegend dem prostomalen Mesoderm entstammen. Nur in den Herzfalten finden diese Gelegenheit, weite Gefäßröhren zu bilden. Sie liefern winzige Bläschen und Rohrabschnitte zwar auch unter dem nachbarlichen Seitenplattenabschnitte neben dem Herzschlauche, doch bilden sich diese später zurück, weil sie nicht verwendbar sind. Die großen Gefäßbahnen sind eine Auslese der verwendbaren günstig gelegenen Gefäßabschnitte. So wie beim Callus wird viel mehr angelegt, als später ausgenützt und verwendet werden kann. Den sich innerhalb der Herzfalten rege vermehrenden prostomalen Mesodermzellen schließen sich auch von vorne her eindringende freie Mesodermzellen, die meist dem paraxialen Mesoderm entstammen, an. Alsbald nützt das Wachstum der Pericardialsäcke — bei Anamniern und Sauropsiden noch vor Entstehung der Herzschläuche — den Faltenraum der vorderen Darmpforte aus, welche durch beengte Längenentwicklung der dorsalen Gastrulawand zustande kommt, indem letztere sich über die nicht gleichen Schritt

haltenden oder gar entgegenstehenden Gastrulawandabschnitte hinwegschiebt und so ihre Freiheit gewinnt. Die vordere Darmpforte erscheint dann wie ein Locus minoris resistentiae, von dem die Pericardialsäcke Besitz ergreifen, indem sie von beiden Seiten her eindringen, sich ausdehnen und die Pforte — ohne Nahtbildung — nach hinten zu vordrängen. Dann erst setzt, durch günstige Ernährungsbedingungen eingeleitet, an der Darmpforte sowie an anderen, in strenger Abhängigkeit entstandenen Faltenbildungen in Ausnützung der Gelegenheit freies aktives Vorwachsen ein. Bei der Entstehung der Herzfalten, die auf beengtes und lokal durch günstige Ernährungsbedingungen gesteigertes Wachstum zurückzuführen ist, entscheiden minutiöse Bedingungen über den entlastenden Faltenwurf, vor allem, ob ein oder mehrere Fältchen zustande kommen, d. h. ob später ein einfaches Herz oder eine Multiplicitas cordis entsteht. Die Formation von Bläschen und Röhren, die Verbindung mit dem extraembryonalen Gefäßnetz sind die ersten, noch ohne funktionelle Anpassung lediglich als abhängige Wachstumserscheinungen entstehenden Formationen. Ist aber einmal dieser Anschluß zustande gekommen, tritt in die Herzfalten die reich mit Nahrungsstoffen versehene Flüssigkeit ein, entstehen in dem zarten elastischen Rohrsysteme Flüssigkeitsbewegungen, kommen Ansammlungen zustande, die eine Ausdehnung der Wand bewirken, welche von Kontraktionen beantwortet werden, beginnen die Herzfalten einmal zu pulsieren, dann ist alles, was folgt, das Werk funktioneller Anpassung. Rapides, unter den günstigsten Stoffwechselbedingungen erfolgendes Wachstum im beengten Raume setzt ein, die Schleifenbildung ist die nächste Folge. Unaufhaltsam nützt das Wachstum die Konkavität der infolge beengten Längenwachstums der Dorsalseite entstandenen vorderen Darmpforte aus, die Vereinigung der Pericardialsäcke und der an diesen Locus minoris resistentiae vordrängenden Herzfalten ist die Folge. Die Schleifenbildung des von so trefflicher Ernährungsflüssigkeit durchspülten Schlauches nimmt rapid zu; wie an einem Echinidenurdarme oder am beengt in die Länge wachsenden Hirnrohre entstehen Erweiterungen und Verengungen, womit auch der Gestaltung des Endocards und des Myocards der Weg gewiesen erscheint. Die funktionelle Auslese und Anpassung der unicellulären Fähigkeiten der Cölomwand hat die Entstehung kontraktiler Fibrillen zur Folge, womit die Differenzierung der Herzmuskulatur eingeleitet wird. Lokale Vermehrung der Endocardzellen an den verengten Stellen, welche weniger ausgedehnt werden und bei der Kontraktion unter Stauung

stehen, leiten die Ausbildung des primitiven Ventilapparats ein, aus dem dann durch die Wirkung der regurgitierenden Blutwelle der primitive Klappenapparat zustande kommt. Alsbald folgt in funktioneller Auslese und Anpassung des sich ansammelnden indifferenten Bindegewebes die Ausübung der tauglichen und förderlichen Differenzierungsweise der Chondriosomen des Protoplasmas, die Entstehung elastischer, collagener Bindegewebsapparate, von Knorpel und Knochen. Auch die Architektonik des Trabekelsystems erfolgt unter dem unmittelbaren Einflusse der funktionellen Anpassung, gefördert durch die treffliche Ernährung des Muskelgewebes, welches mit der Zunahme der Blutflüssigkeit immer mehr beansprucht wird. Dem Herzschlauche sowie der Leberanlage steht die crême de la crême der in der Area vasculosa, im Nährboden des Embryos aufgenommenen Stoffe zur Verfügung. Alles, auch die erste Entstehung, ist das Werk der Epigenesis. Nie und nimmer kann behauptet werden, daß „alle“ Bedingungen zu diesem Geschehen in der Keimzelle gegeben wären. Anfänglich hat das Ringen gleichartiger Teile hinsichtlich der Beschaffenheit der Zellen noch gleichartige Formationen geschaffen. Erst die funktionelle Anpassung hat diese Formationen hinsichtlich der Verwendung und Ausnützung der cellulären Fähigkeiten der sie zusammensetzenden Zellen ungleichartig gemacht. Das Cölomepithel, welches das Myocardium unter dem Zwange solcher Bedingungen schafft, war anfänglich genau so beschaffen wie dasjenige, welches nachher das abgeplattete parietale Pericardepithel und subseröses Bindegewebe bildet. Minutiöse Bedingungsänderungen entscheiden darüber, ob die erfahrungsgemäße Verwendung auch eintritt, ob jene seitlichen Abschnitte nicht kleinere Nebenherzschläuche liefern und zu einer Multiplicitas cordis den Grund legen. Diese Entscheidung erfolgt jedoch vollkommen spontan, sie ist nicht von langer Hand durch irgendwelche mystische Determinationen, Qualifikationen und Spezifikationen einzelner „Teilchen“ der Keimzelle vorbereitet. Könnten wir zugreifen und die durch gesteigertes, aber beengtes Wachstum entstehende Faltenbildung beeinflussen — nicht anders als beim Faltenwurf eines Tuches — so läge es in unserer Hand, experimentell und zwar auf Grund exakter Formanalyse eine Multiplicitas cordis zu schaffen. Sowohl die Bedingungen der Entstehung wie der Ausbildung und Gestaltung des Herzens sind somit durchaus epigenetisch; es wäre ein Absurdum, hierzu irgendwelche mosaiktheoretische Annahmen zu machen. — Die Art und Weise, wie die Approvisionierung ausgenützt

wird, wie die treffliche Ernährungsgelegenheit anfangs gleichartige Zellenkomplexe schafft, welche dann in funktioneller Anpassung sich differenzieren und in den Dienst des Embryos stellen und dann als Dottersack und Eihüllen abortiv werden, sind nicht minder eindringliche Beispiele der Leistungsfähigkeit, der Wucht und des Zwanges der Epigenesis, die sich darin nicht minder prägnant äußert als an den freischwärmenden und freilebenden Formen.

Wie am Amphioxuskeim, so ist auch zur Urdarmbildung und zur Entstehung der axialen Formationen der Wirbeltierembryonen und aller Folgeerscheinungen lediglich eine minimale, geringe, durchaus quantitative, die einzelnen Komponenten des Plasmas und der Nahrungsreserven betreffende Prävalenz einer Eiregion nötig, welche das Protoplasma der aus ihr hervorgehenden Zellen assimilationstüchtiger und aufnahmsfähiger macht. Eine gewisse Polarität und Bilateralität des Eibaues ist alles, womit ein durchaus ökonomischer Erklärungsversuch der Bedingungen jener Entwicklungsperioden und alles dessen, was sich daran schließt, sein Auslangen finden kann. Durch eine solche bilaterale Polarität waren bereits jene fundamentalen Wachstumsdifferenzen geschaffen, die bei Anamniern zur freien Invagination, bei den Amnioten zunächst zur Entstehung der Primitivplatte und des Primitivstreifens führen, von welchem das unter überaus günstigen Ernährungsbedingungen stehende Material in allen Radien unter der Germinalschicht abströmt. Im engeren Kreise bedingen dann Wachstumsdifferenzen und von der Nachbarschaft beengtes Wachstum das seitliche Hervorbrechen des paraxialen Mesoderms und die Isolierung jener mittleren Längsfalte der dorsalen Urdarmwand, die zur Chorda dorsalis wird. Das einem viel größeren Areal der prävalierenden Region der Germinalschicht entstammende Ectoderm gewinnt und bestimmt alsbald die Hegemonie der Dorsalseite des Chordonierkeimes, und die von einem winzigen Zellenkomplexe gebildete Urdarmwand gelangt ins Hintertreffen. Obgleich sie Gewaltiges leistet, hält sie dennoch bei der Längenentwicklung nicht gleichen Schritt. Einkrümmungen sind die unausbleibliche Folge, während die Dorsalseite und insbesondere das dominierende wachstumskräftige Hirnrohr durch Eigenkrümmungen, bleibende und transitorische Fältelung der Wandung in beengtem Wachstum die Gestaltung des Gehirns gewinnt. Diese Längenentwicklung, bei welcher sich das Ectoderm als das führende Keimblatt erweist, ist nur einer der Wege, welche einen

Ausgleich der Wachstumsdifferenzen und des Wachstums überhaupt eröffnen. Die Entstehung der vorderen und der hinteren Grenzfalte und Darmpforte sind weitere Auswege, welche sich die Dorsalseite erzwingt, indem sie die Fesseln, welche die in gleicher Wölbung gelegenen Abschnitte der Keimscheibe bilden, durchbricht. Wir müssen uns doch immer vergegenwärtigen, welche Hindernisse die Dotterzunahme, der meroblastische Furchungstypus oder die Ausdehnung einer Säugerkeimblase der Längenentwicklung der Gastrula geschaffen hat, die sich beim Amphioxus ungehindert und frei vollzieht. Krümmungen und Biegungen sind besonders auffällige Zeichen, wie sich die dorsale Gastrulawand von der nicht gleichen Schritt haltenden, immobilisierten ventralen Wandung frei macht und ihr prävalierendes Wachstum durchsetzt. Die Beengung, welche die Ausbreitung des paraxialen und prostomalen Mesoderms in der flachen Wölbung einer Keimscheibe erfährt, führt zu einer scharfen Konkurrenz zwischen diesen beiden Mesodermabschnitten. In dem Gebiete, wo dieser gegenseitige Druck am ärgsten ist, entsteht das Cölom zuerst; Faltenbildungen der besser ernährten Splanchnopleura und das Vordringen in den Ausweg, den die vordere Darmpforte eröffnet hat, sind weitere Folgeerscheinungen, die sich durchaus epigenetisch ergeben und, wie wir oben gesehen haben, zur Entstehung des Herzens führen. So manches andere Organ verdankt diesem Ringen gleichartiger, aber zu lebhaftem Wachstum in beengtem Raum befähigter Zellenkomplexe auch phyletisch seine erste Entstehung. So ergibt sich eine Situation aus der anderen — wie bei einem Ringkampfe. Die Ausgangssituation, jene bilaterale Polarität der Keimzelle, genügt vollends, um dieses gewaltige Ringen, das mit der Erhöhung des Teilungswachstums durch bessere und andauernde Ernährung immer länger währt und intensiver wird, in Gang zu setzen. Alles andere ergibt sich epigenetisch. Die Bildung der Blastula, der Gastrula, die Prävalenz der dorsalen Gastrulawand leitet bereits die gewaltige Entwicklungsbahn eines Chordoniers ein. Damit sind schon so viele einzelne Bedingungsketten für die weitere Entwicklung eröffnet, so daß schon auf mehreren Linien die Epigenesis gleichzeitig Neues schafft. Aber auch schon die Entstehung dieser Grundformationen ist das Werk der Epigenesis. Mit der Wachstumsprävalenz einzelner Eiabschnitte ist es nicht getan, der Zellenstaat, die Epigenesis entscheidet darüber, zu welchen Erscheinungen und Formbildungen diese Prävalenz in der Gesamtarchitektonik Veranlassung gibt, wie das damit eingeleitete Ringen zur Austragung gelangt.

Es ist keine treffende präzise, wissenschaftliche, das Wesen der Epigenesis kennzeichnende Ausdrucksweise, wenn behauptet wird, die Entwicklung verlaufe deshalb epigenetisch, weil ein Stadium dem anderen folgt, ein Stadium die „Ursache" des folgenden sei. Nicht von Stadien, sondern von Einzelsituationen und Gesamtsituationen, von Bedingungsketten ist zu sprechen, eine Situation, eine Gelegenheit schafft ferner nur einzelne Bedingungen für die nächste, wobei der eigentliche Motor, die Hauptbedingung, zunächst das Teilungswachstum ist. Der Ausdruck Stadium, die zeitliche Gliederung der Gesamtentwicklung ist deshalb ungünstig, weil es sich, wie bei der Verästelung eines Baumes, um allmählich sich verzweigende und komplizierende Bedingungsketten handelt, welche das epigenetische Werden beherrschen. Diese Ketten sind wie das Geäste eines Baumes für sich zu verfolgen. Ihre Kontinuität darf nicht durch eine Stadieneinteilung zerrissen werden. Aus den Bedingungen, welche die Keimzelle bietet, sind die sich weiterhin ergebenden Bedingungsketten abzuleiten. Schon frühzeitig kommen im Geäste einzelne Formationen von lokaler Bedeutung zustande, welche der weiteren Entwicklung unter dem Einflusse der unmittelbaren Nachbarschaft bestimmte Wege weisen. Im Ringen der Teile entstehen immer neue Auswege und Situationen, die wiederum zu Bedingungen für die folgenden werden. Es müssen aber auch zahlreiche andere, innere und äußere Bedingungen andauernd erfüllt werden, so daß nicht eine Bedingungsgruppe als Ursache gelten kann. Die Keimzelle enthält, abgesehen von Dispositionen zu cellulären Differenzierungen, nur die wichtigsten Bedingungen für die ersten Formationen und ihren polaren, bilateralen Bau mit den verschiedenen Variationen des allgemeinen Chemismus, der Teilungsfähigkeit, und anderen unicellulären Fähigkeiten kann daher nicht eine formative oder differenzierende Bedeutung für die Organbildung zuerkannt werden, weil dies das Werk des Zellenstaates, einer Zellgemeinschaft ist. Die Epigenesis bildet und differenziert.

Es gehört zu den wichtigsten, anregendsten und interessantesten Problemen, sukzessive zu verfolgen, wie lokal mit einheitlichen Mitteln, durch quantitative Veränderung der Zusammensetzung des Eiplasmas oder durch die während der Entwicklung sich ergebenden lokalen Steigerung der Assimilation erhöhtes Wachstum förmlich auf Auswege aus beengten Situationen lauert und wie es die sich im Laufe der Epigenesis sich bietenden Breschen sozusagen mit eiserner Konsequenz bis aufs äußerste ausnützt. Das Wachstum

begnügt sich nicht mit Pyrrhussiegen. Unzählige Falten- und Divertikelbildungen schaffen die Grundlage zu Formationen, welche anfänglich aus indifferenten und gleichartigem Zellenmaterial bestehen; zum mindesten haben wir gar keine Veranlassung eine spezifische und qualitative Ungleichartigkeit der ersten Zellen und Formationen anzunehmen, weil diese erst dann entsteht, wenn die funktionelle Auslese und Anpassung ihre Feile anlegen und, unter Ausschluß der unpassenden cellulären Fähigkeiten, jeweils das Förderliche differenzieren.

Wie schon Pander und K. E. v. Baer festgestellt haben, ist also während der Embryonalentwicklung in besonders auffälliger Weise ungleiches Wachstum eine der ersten und fundamentalen Erscheinungen, welches alle grundlegenden Formationen schafft. Faltungen, Eindellung, Invagination, Abschnürung, Spaltung und Auseinanderweichen von Zellenschichten spielen in der ganzen Metazoenwelt eine hervorragende formbildende Rolle. Alle diese Erscheinungen sind Reaktionen auf ungleiches und durch eine nicht gleichen Schritt haltende Nachbarschaft beengtes Wachstum. Die Bedingungen dieses ungleichen Wachstums zu ermitteln, ist eine der vornehmsten und wichtigsten Aufgaben der formalen Analyse, welche aus der Feststellung der Erscheinungen und Vorgänge in den meisten Fällen auch schon auf die Bedingungen schließen läßt. Äußere Bedingungen (z. B. bei der freien Urdarmbildung) und mannigfache andere funktionelle Anpassungen, meist aber innere Bedingungen, beherrschen diese fundamentalen richtunggebenden Formgestaltungen. Wir haben oben darauf hingewiesen, wie der einfache polare und insbesondere der polarbilaterale Eibau durch die Exzentrizität des Kernes und des Plasmahofes beim Eiwachstum oder durch nachfolgende Verschiebungen bei den Richtungsteilungen zustande kommt. Auch bei den Bewegungen und Drehungen der Eizellen in den Eileitern (was vielleicht beim Hühnerei eine Rolle spielt, dessen durch die Chalazen gekennzeichnete Rotationsachse meist senkrecht auf der späteren Medianebene steht, so daß die Exzentrizität der prävalierenden, kleinzelligen Bezirke der Keimscheibe in äquatorialer, paratangentialer Richtung erfolgt) sowie bei den Bewegungen männlicher Elemente bei der Befruchtung können solche Veränderungen in der Verteilung des Dotters entstehen, die grundlegende Dispositionen zu ungleichem Wachstum schaffen. Das Teilungscentrum (Spermocentrum) kann die bilateral gebauten Zellen vollkommen beherrschen, trotz der langandauernden meridionalen Exzen-

trizität des Plasmahofes äquale erste Teilungen hervorrufen — in anderen Fällen treten schon bei den ersten Teilungen Reaktionen (Inäqualität) ein. Auch inäquale Teilungen des Spermocentrums können zu ungleichem Wachstum disponieren. Bei den Chordoniern, an denen die polare Bilateralität so wichtige Konsequenzen ergibt, bleibt die Bilateralität oft lange Zeit latent und äußert sich erst zur Zeit der Gastrulation, wenn die Zellen kleiner geworden, ihr Ringen intensiver wird —, indem sie die ersten Formveränderungen durch ungleiches und beengtes Wachstum schafft, dem nur der Weg nach innen freisteht. So kommt die Urdarmbildung als das Werk der Epigenesis zustande, gleichviel, ob von einem kleinen Zellenstaate solid oder bei überschäumendem Wachstum in Form profuser Proliferationen.

Die Art der Eindellung oder eines Faltenwurfes, die Stellung der Kernteilungsfiguren gestattet in der formalen Analyse bereits bindende Rückschlüsse auf die Wachstumsrichtungen, auf die Art und den Grad der Beengung. Die Höhe der Falten, die Zahl der Kernteilungsfiguren gestattet Rückschlüsse auf die Wachstumsintensität, wobei lokale sich epigenetisch ergebende Steigerungen der Ernährung und des Stoffwechsels von großer Bedeutung sind. So sind diese Formveränderungen biologische, morphogenetische Experimente von vollendeter Eleganz, welche die Natur bei ungestörtem Geschehen vollzieht und die bei Massenuntersuchungen in allen Phasen dargelegt werden können. Sobald wir aber in progressiver und regressiver Verfolgung dieser Vorgänge an den ursprünglichen Bedingungen angelangt und die ganze Kette der sich epigenetisch ergebenden Situationen verfolgt haben, ist die betreffende Gestaltung formalanalytisch und zugleich auch schon ursächlich erklärt. Kein Experiment könnte mehr leisten. — Ohne exakte, ausgreifende formale Analyse keine Erklärung!

Sind aber einmal z. B. an einer Chordoniergastrula mit einseitiger Prävalenz eines hierdurch zur Dorsalseite werdenden Wandsektors in abhängiger Gestaltung bei beengtem Wachstum die paarigen Längsfalten im Ectoderm und die drei Längsfaltenbildungen an der Urdarmwand — seien diese nun offen oder geschlossen — entstanden, so wird eigentlich schon sehr viel präjudiziert und der Epigenesis schon ganz erheblich vorgegriffen, wenn erfahrungsgemäß diese Falten als Medullar-, Chorda- und paraxiale Mesodermfalten bezeichnet werden. Das müssen sie erst werden; sie müssen erst bei ihrem fortgesetzten Wachstum bei der funktionellen Auslese

unter solche Bedingungen gelangen, daß sie das Angegebene und nichts anderes werden.

Sobald einmal der kritische Moment des ärgsten Drängens der größten Beengung des lokal gesteigerten Wachstums überwunden, die sozusagen erlösende Faltenbildung zustande gekommen ist, dann sind mit einem Schlage dem allenthalben stets bereiten Wachstum neue Situationen und Auswege eröffnet. Eine weite Perspektive steht der Epigenesis offen. Langsam, aber unaufhaltsam schieben sich die immer größer werdenden Falten über- und nebeneinander vor. Zwangsläufig führt dieser Prozeß in weiterer Beengung zum Abschluß und zur Ablösung der Falten, was eine äußerste Ausnützung der gegebenen Situation bedeutet. An den Ablösungsstellen, an den Nahtstellen, an diesen Schranken, die dem Wachstum erstanden, bricht dann meist (z. B. am Medullarrohr und am paraxialen Mesoderm) das allenthalben lauernde Wachstum hervor und erzwingt sich wieder neue Bahnen. — Die Entstehung der Ursegmente (besser gesagt Dorsalsegmente, weil die Ursegmente des Amphioxus eine totale Segmentierung des Mesoderms bedeuten) ist eine weitere Folge beengten Wachstums. Das Auftreten, die Anordnung, der Verlauf der Querfalten lassen die Art und die Richtung der ärgsten Kompression in der Längsrichtung erkennen. Der quer oder schräg verlaufende Faltenwurf erscheint so als eine intime Reaktion auf Wachstumsvorgänge, welche den vollen Wert eines Versuchsergebnisses hat. Die Vermehrung der segmentierenden Querfalten legt dann Zeugnis von der andauernden Beengung des von der teloblastischen, terminalen, hinteren unsegmentierten, immer kürzer werdenden, sich immer mehr erschöpfenden Wachstumszone apponierten paraxialen Mesoderms ab.

Zu alledem ist in letzter Linie nur vorzügliche Ernährung des Zellenmaterials, eine rege Synthese in den Ruhepausen der Zellteilung und die so überaus einfache und unscheinbare, in ihren Folgen unabsehbare Polarität und Bilateralität des Eiwachstums nötig! Die Zahl und Größe der Zellen, die allgemeine Intensität des Teilungswachstums, der Grad der Inäqualität der ersten 8 Blastomeren, die Art der Beengung sind Faktoren, welche die unermeßliche Mannigfaltigkeit der Reaktionen in der Metozoenreihe bestimmen. Kläglich und bequemlich erscheint es, wenn, statt die sukzessive sich ergebenden Bedingungen und Situationen aus der einfachen richtunggebenden und teilungskräftigen Ausgangsposition zu verfolgen und die übrigen in Betracht kommenden Bedingungen zu ermitteln, ein

„Mesodermmaterial“, „Entodermpartikel“, ein „Chorda- und Neuroplasma“ und andere Qualitäten für die Entstehung der grundlegenden Formationen eines Chordoniers angenommen werden. — Und wenn dies schon am grünen Holze geschieht — wie sollen dann erst die komplizierteren späteren Formationen erklärt werden? Dieser verhängnisvolle Mißgriff der Mosaiktheoretiker und Entwicklungsmechaniker lähmt geradezu die Forschung — und bedingt förmlich ein Wühlen im Irrtum.

So schafft also die Epigenesis unter Ausnützung des Teilungswachstums und der diesem zur Disposition stehenden Reserven, geleitet durch die beim Aufbau dieser Reserven sich als Begleiterscheinung ergebenden Art der Anordnung — Polarität, Bilateralität — den jungen Zellenstaat. In rascher Komplikation und Verästelung der Bedingungskette, in hartem Ringen und Drängen auf allen Linien, entstehen auch weiterhin in kaum übersehbarer Weise die grundlegenden und wichtigsten Formationen, deren Zellen dann unter den durch diese Anordnung gewonnenen Bedingungen bei der funktionellen Auslese und Anpassung zur Steigerung verschiedener ihrer anderen Fähigkeiten verwendbar sind und auf anderes verzichten müssen. Darin liegt also die Wucht und der Zwang der sich epigenetisch ergebenden Bedingungen des Wachstums. Sind die lokalen Steigerungen, die passiven Beengungen, mit den durch sie bedingten Reaktionen, ferner die sich im weiteren Verlauf ergebenden Schranken und die Überwindung dieser Schranken von seiten des stets bereiten und unaufhaltsam vordringenden Wachstums erkannt, dann ist die ursächliche Ableitung der Phänomene gesichert. Immer komplizierter wird im Laufe der Entwicklung das Ringen der Zellenkomplexe auf allen Linien. Prinzipiell müssen auch die kompliziertesten Formbildungen bei kontinuierlicher Verfolgung der Entwicklung aus dem Einfachsten heraus erklärt werden können. Alles hängt von der Exaktheit der formalen Analyse ab.

Die Entwicklung gleicht somit einem Ringkampfe — sowohl in den groben Verhältnissen des Wachstums und der Formbildung wie in den minutiösen Entscheidungen bei der nachher erfolgenden Auslese der jeweils passendsten, tauglichen unicellulären Fähigkeiten. In letzterer Hinsicht, namentlich bei der Entscheidung über die Wirksamkeit der Chondriosomen, des differenzierenden Arbeitszeuges der Zelle, bestehen Analogien mit den groben und kardinalen Entscheidungen bei der natürlichen Zuchtwahl. — Besonders auffällig ist aber das Ringen bei der Formbildung. Das Ringen des Teilungs-

mechanismus mit dem Dotter leitet die Situation ein, es ringen Micromeren mit Macromeren und ihre Abkömmlinge, es ringt die Micromerenhaube mit dem mächtigen „D"-Macromer. Ein Ringen in der äquatorialen Übergangszone leitet bei holoblastischen Anamniern die Invagination und damit die Organogenese ein, es ringt hierauf die dorsale Gastrulawand mit der trägen, immobilisierten, nicht gleichen Schritt haltenden Ventralseite bis zur Vollendung der Schwanzbildung. Es ringt die Neuralplatte mit der sie immer mehr passiv beengenden, passiv resistenten Nachbarschaft, es ringt die dorsale Gastrulawand auch nach beiden Seiten hin, was die charakteristischen Längsfaltenbildungen bei den Chordoniern zur Folge hat. Ähnliche Auswege der Faltenbildung erzwingt sich das Ringen im paraxialen Mesoderm der Länge und Quere nach (Segmentierung und Isolierung der Dorsalsegmente). Am Vorderdarm tritt in beengtem Wachstum die Schlundtaschenfältelung ein; es ringt das prostomale mit dem paraxialen Mesoderm usw. Stets sind die Bedingungen der Steigerung und jene der Beengung des Wachstums zu ermitteln. Wenn der Vergleich mit dem Ringkampfe hinkt, so gilt dies vor allem in der Hinsicht, daß sich ringende Paare nicht so rasch verdoppeln, vermehren können, das Ringen nicht so schnell auf genealogische, sich etwas sondernde Linien sich verbreiten und so schließlich an vielen Stellen zugleich in der jeweils eigenartigen, durch die besonderen Bedingungen vorgeschriebenen Weise ausgetragen werden kann. Würden die beiden Ringer schon in der Ausgangssituation genau äqual geteilt werden können — besitzen also die beiden ersten abgerundeten getrennten Blastomeren dieselben Dispositionen zu Wachstumsdifferenzen, denselben polarbilateralen Bau — dann wird von Anfang an in zwei Gruppen gerungen, was in freier Natur vielleicht innerhalb einer etwas elastischeren, die nach der Teilung erschlafften Blastomeren nicht so zusammendrängenden, gegeneinander abplattenden Eihülle geschehen kann. *Petromyzon*-Blastomeren geben gelegentlich ein Beispiel hierfür. Bei allen holoblastischen Anamniern würde es nach völliger, temporärer Entfernung aller Eihüllen während der ersten, symmetrischen Teilung gelingen, die Abkugelung der ersten Blastomeren und die nachfolgende Kreuzfurchung, also Doppelbildung, zu erreichen. Bei dauernder Nacktheit würde sich der große Vorteil des Erwerbes der Eihülle, welche die Blastomeren zusammenhält, dem Ringen straffe Zucht vorschreibt, zeigen. Es käme bei völlig ungebundener freier Entwicklung enthüllter Keime, die eine andere Teilungsweise als nackte Keimzellen und Urahnenzellen zeigen, wohl

kaum eine Blastula zustande; die Zellen würden sich voneinander lösen und wohl nie in die Gelegenheit kommen, ihre Reserven und unicellulären Fähigkeiten auszunützen, sie gingen bestenfalls, so wie Dauerkeimzellen, nach geraumer Zeit zugrunde. Gelingt es, im Blastulastadium oder Gastrulastadium zwei Systeme mit gleicher Veranlagung zu Wachstumsdifferenzen zu schaffen, so entstehen zwangsläufig Doppelbildungen. Stets hängt also das Ringen, die Austragung der beim Eiwachstum erworbenen Dispositionen zu ungleichem Wachstum von zahlreichen, nebenbei vorhandenen oder sich erst ergebenden Bedingungen ab, genau so wie bei jenem Vergleiche. Das Wachstum kann auch durch sich epigenetisch ergebende günstige Ernährungsbedingungen gefördert werden. Das durch eine nicht gleichen Schritt haltende Nachbarschaft oder sonstwie beengte Wachstum lauert förmlich darauf, wo sich in der Architektonik der Gesamtheit irgendeine schwächere Stelle ergibt, an der es hervor- und durchbrechen kann. Ist dann unter diesen inneren Entwicklungsbedingungen eine Bresche gelegt, dann folgt unaufhaltsam weitere Zellvermehrung und Wachstum, bis sich im ziellosen Ringen, das nur ein Vorwärts kennt, wieder Schranken ergeben und die neugeschaffene Situation wieder neue Wachstumsrichtungen und Dispositionen eröffnet. Jede Eindellung und Faltung kann zwangsläufig bei Fortsetzung des Wachstums zur Abschnürung und Ablösung führen. Die formale Analyse hat in erster Linie die Bedingungen der ersten Momente dieses Wachstumsausgleiches festzustellen, das weitere Ringen der Zellenkomplexe folgt den durch die besondere Art des Ausgleiches bereits vorgezeichneten Bahnen, die bis an ihr Ende durchlaufen werden. Die Abschnürung des Neuralrohres, der Hörblase, des Linsensäckchens, der Herzfalten, des Darmrohres der Wirbeltiere sind Beispiele hierfür. An gewissen derartigen Schranken des Wachstums, die sich epigenetisch ergeben, so z. B. an der Ablösungsstelle des Neuralrohres, der Dorsalsegmente der Wirbeltierembryonen kommt es bei lokal andauernd gesteigertem Stauungswachstum zur Durchbrechung des epithelialen Gefüges. Ein Schwarm von freien Zellen strömt hinaus, durchflutet schrankenlos in den nächsten Bahnen die Spalten zwischen den Keimblättern und den Formationen des Embryos. So kommen die Ganglienleiste, die Angiosclerotome zustande, beim prostomalen Mesoderm verhält es sich ähnlich, während an der Ablösungsstelle der Dorsalsegmente von den Seitenplatten in geschlossenem Wachstum — also bei langsamen Ausgleiche — die Myotomfortsätze vortreten und lange Zeit schrankenlos weite Gebiete durchsetzen können. An der Ablösungs-

stelle der Seitenplatten findet das etwa weniger intensive Wachstum unter Nachwirkung der Segmentierung Gelegenheit, die Nierenkanälchen hervorzutreiben und das dorsale Gekröse zu bilden. So ergibt also im Ringen der Zellenkomplexe eine Situation durchaus epigenetisch, ohne jegliche Präformation die andere. — Wenn Epithelbezirke von ihren Nachbarn überholt werden und ins Schlepptau derselben geraten, in voller Abhängigkeit sich ihnen anpassen, mit ihnen weiterwachsen müssen, so kommt es häufig vor, daß ihr auf solche Weise angeregtes, eingeleitetes intensiveres Wachstum mit Überschuß auf diese Beanspruchung reagiert. Diese ziemlich unverbrauchten, neue Gelegenheit ausnützenden Bezirke arbeiten dann gewissermaßen wie Geschwindigkeitshebel und können der Gestaltung ganz charakteristische Züge erteilen. Die erste Reaktion ist die Verdickung des Epithels, d. h. die weitestgehende Flächenausnützung unter Verlängerung der senkrecht zur Oberfläche sich einstellenden Zellen. So verhält es sich z. B. an der vorderen und hinteren Darmpforte der Amnioten, wenn die Subgerminalschicht sämtlicher Sauropsiden oder das Dotterentoderm einzelner Säuger bei jenem Faltenwurf, durch den die beengte, dominierende dorsale Körperwand sich nach vorn und hinten freie Bahn bricht, zunächst als eine Schwelle aufgeworfen, dann taschenförmig mitgezogen und ausgeweitet wird. Das auf diese Weise entfachte Wachstum antwortet darauf mit solchem Überschuß, daß im Kopfdarme seitliche Verbreiterung zustande kommt, die sich nun mit dem paraxialen Mesoderm abzufinden hat. Es werden quere Seitenfalten vorgetrieben, die parallel der Ausbreitungsweise des Mesoderms eingestellt, zunächst einen mächtigen vorderen Abschnitt als Mandibularbogen vom hinteren trennen, das Ectoderm erreichen, welches sich unter ganz ähnlichen Bedingungen verdickt. So kommen die ersten Schlundtaschen zustande. Bei andauernder Wirkung des veranlassenden Momentes kommt bald darauf eine zweite und eine dritte Parallelfalte zustande, die das vorgelagerte Mesoderm genau so durchbrechen, wie die teloblastische apponierende Wachstumstrecke des paraxialen Mesoderms bei Vogelembryonen das von ihm in späteren Stadien der Längenentwicklung umscheidete, anfangs vorgelagerte prostomale Mesoderm durchbricht und in die sogenannten Urwirbelkerne sondert. Der Parallelismus dieser Vorgänge äußert sich auch in der allmählich eintretenden Erschöpfung des Wachstums, wenn in Abhängigkeit von der Nachbarschaft die hinteren Schlundtaschen kleiner werden und näher beieinander stehen. Andrerseits umgeht das

Wachstum die durch die Anlagerung ans Ectoderm gesetzten Schranken durch die Austapezierung der ectodermalen Innenseite der Kiemenbogen, durch die Bildung der Kiemenknötchen, durch die Ausbildung der zu den Thymusknötchen und anderen branchialen Derivaten werdenden Fortsätze, während das Ectoderm die Schlundtaschen von außen durchteilt usf. Ohne jene von der rascher wachsenden, jenen Faltenwurf bedingenden, dorsalen Gastrulawand gegebenen Anregung und Gelegenheit würde diese ganze Sukzession des Ringens der Zellenkomplexe nicht erfolgen. Der formale Analytiker vermeidet es aber, von formativen Reizzen zu sprechen — um die sich anderwärts darbietenden wirklichen Reize in ihrer Bedeutung nicht einzuschränken. Aus freien Stücken hätte die Subgerminalschicht niemals die Schlundtaschen gebildet, ebensowenig würde sie bei Vögeln, Cheloniern und Marsupialiern am hinteren Ende die Allantoisbucht bilden, als welche irrtümlicherweise auch heute noch die kleine, einen Ausgleich der Längenentwicklung ermöglichende, durchaus passiv und abhängig entstandene hintere Darmbucht angesehen wird. (Die Betrachtung der Allantoisbildung bei Sauriern und manchen Placentaliern sollte davor warnen!) — So ergeben sich also die Bedingungen für den Beginn und die Fortsetzung des Ringens der Zellenkomplexe im jungen Staate und auch in den älteren Stadien vorwiegend erst im Laufe der Gestaltung und können nicht schon in der dotterfreien oder dotterarmen Keimzelle determiniert sein. Schon aus diesem Grunde ist die Annahme einer Bevormundung der Entwicklung der Keimblätter, d. h. der primordialen sowie der erst später auftretenden Organe durch Keimblätter- oder organbildende Substanzen oder durch die Gängelbänder der formativen Stoffe eine durchaus verfehlte Spekulation. Lokale Steigerung und Beengung des Wachstums und die daraus sich epigenetisch ergebenden Reaktionen sind die kardinalen Erscheinungen der Formbildung.

Je länger ein Ringkampf oder ein Schachspiel dauert, um so mehr tritt die Ausgangssituation an Bedeutung zurück. Dasselbe gilt auch von der Verlängerung und Komplikation der Entwicklung. Je länger und verzweigter die epigenetisch sich ergebende Bedingungskette wird, um so einfacher erscheint relativ die Keimzelle. Es besteht daher zwischen der Veränderung, welche die Approvisionierung und die Steigerung weniger unicellulärer Fähigkeiten und der Dauerhaftigkeit in der Keimzelle schafft, und der Komplikation der Ontogenese kein Parallelismus, sondern vielmehr eine in der Erreichung höherer Organisation immer größer und auf-

fälliger werdende Divergenz, welche den Kausalnexus zwischen Keimzelle und Organisation relativ immer mehr einschränkt. Es können daher schon aus diesem Grunde die befruchteten Eizellen der verschiedenen Tierarten in ihrem Wesen nicht in demselben Maße voneinander verschieden sein wie die ausgebildeten Individuen. Diese Verschiedenheit muß vorwiegend den sich epigenetisch ergebenden Bedingungskomplex betreffen, denn oft bestehen nur minutiöse graduelle Veränderungen des Baues der Keimzellen. Welche Reaktionen muß z. B. schon eine Steigerung der Teilungsenergie und Dauerfähigkeit auf der ganzen Linie jener dadurch auch erheblich vergrößerten Bedingungskette bei den verschiedenen Wachstumsdifferenzen zur Folge haben! Der Kausalnexus zwischen der Wucht der epigenetisch sich ergebenden Bedingungen und den hierdurch erreichten Resultate ist ein so gewaltiger, in der Epigenesistheorie und im biogenetischen Grundgesetze so scharf umschriebener, daß es nicht der Aufstellung besonderer, Binsenwahrheiten über Gebühr in den Vordergrund drängender Gesetze bedarf.

His hat den Versuch gemacht, das schon von C. E. v. Baer erkannte Prinzip des ungleichen Wachstums, des Stauungswachstums (bei lokaler Steigerung und nicht gleichen Schritt haltender Nachbarschaft), für die Entwicklung des Hühnchens näher auszuführen. Er hat ein System von sich kreuzenden Berg- und Talfalten, von durchgehenden Grenzmarken angenommen und über die Entstehung der Extremitäten, die Gestaltung des Gehirns in höchst bedenklicher „roher und oberflächlicher“ Auffassung Theorien dargelegt, welche Haeckel mit Recht aufs schärfste bekämpft hat. Haeckel fordert stets kausale Ableitungen, erkennt bei His das Bestreben zur Ermittlung der Physiologie des Wachstums an, bemerkt jedoch: „Wodurch aber diese Faltenbildungen und das sie zunächst verursachende, ungleiche Wachstum der einzelnen Keimscheibenteile eigentlich bewirkt wird, erfahren wir bei His kein Wort“ (zum mindesten kein wahres Wort). His spricht zwar von „verschiedener Wachstumserregung“, ist aber durch seine aprioristischen Vorstellungen über die organbildenden Keimbezirke derart befangen, daß er annimmt, die „Wachstumserregung“ für alle Organe und Körperteile müsse schon in diesen Bezirken des eben befruchteten Eies gegeben sein. Nach seiner Rubrizierung der unbefruchteten Eizelle, welche ganz und gar mit den einfachsten Ermittlungen über die Ontogenese des Hühnchens im Widerspruche steht und dem auf dem Boden der Gasträatheorie Stehenden durchaus widersinnig und wahnwitzig erscheinen muß, sollen z. B. Nacken-, Damm-, Lunge-, Leber- usw. bildende Territorien vorhanden sein, die eine besondere Wachstumserregung bei der Ablösung von Mutterorganismus als Mitgift unter individuellen Vererbungserscheinungen mitnehmen. Die ursprüngliche Ausdehnung dieser organbildenden Keimbezirke und die ihnen innewohnende Wachstumserregung soll die Entwicklung der betreffenden

Organe bestimmen. So ist His in gänzlicher Verkennung des epigenetischen Grundprinzips der Entwicklung und unter Verspottung der historischen Betrachtungsweise, welche ihn vor schweren Irrtümern bewahrt hätte, durch eine auf die Spitze getriebene Retroprojektion der Organe auf die Keimzelle und gar auf das unbefruchtete Ei zu ganz irrigen Vorstellungen über die tatsächliche Anwendung der schon vom Altmeister der Entwicklungsgeschichte erkannten Prinzipien geführt worden. Wir werden noch zu zeigen haben, daß die rückläufige Verfolgung der Gestaltung der Organe und Körperabschnitte niemals über gewisse Stadien hinausgehen darf und nach Überschreitung dieser förderlichen Grenzen zwangsläufig zu durchaus verfehlten Spekulationen führen muß. Haeckel hat schon beizeiten diese verhängnisvollen Mißgriffe auf das schärfste verurteilt und dennoch nicht verhindern können, daß sie zur Basis moderner sogenannter „entwicklungsmechanischer" Spekulationen, zu einer der Grundlagen der Mosaiktheorie geworden sind.

Die Physiologie des Wachstums hat die Ermittlung der Bedingungen desselben zu erforschen. Die gesamte Entwicklungslehre beruht auf der Erkenntnis des Teilungsmechanismus der Zelle. Haben die Zellen einmal die Fähigkeit erworben, sich im Verbande zu teilen, dann besteht bei historischer, von Haeckel gelehrter Betrachtungsweise die erste Aufgabe darin, die Bedingungen festzustellen, unter denen der Teilungsmechanismus sein dynamisches Gleichgewicht findet, wie sodann die Gewölbekonstruktion der Blastula zustande kommt. Das Eiwachstum erzwingt mannigfache reaktive Variationen der ersten Schritte des Wachstums. — Es schafft in extremen Fällen jenen meroblastischen Furchungstypus, indem es der Zellteilung immense Widerstände bereitet, so daß sich die Furchung wie ein Ringen mit dem Dotterballast ausnimmt. Man freut sich geradezu der ersten schrägen und paratangentialen Teilungen, welche die Zellen von den Fesseln des Produktes der Eizelle befreien. So wird das Wachstum der Eizelle bestimmend für das Teilungswachstum ihrer Abkömmlinge. Je größer die Eizelle wird, um so sicherer stellen sich schon infolge des Umstandes, daß die Kernplasmarelation zunimmt, der an allen Verrichtungen beteiligte Kern nicht allenthalben in derselben Intensität wirken kann, minimalste Ungleichheiten, graduelle quantitative, die Prozentverhältnisse der Komponenten der Nahrungsreserven betreffende Differenzen ein, welche auch durch die aktiven Bewegungen bei den Richtungsteilungen und der Befruchtung gefördert werden. Bewegungen schaffen so epigenetisch wiederum Bewegungen. Um dies zu ermitteln, sind, nebenbei bemerkt, keine Versuche nötig. Minutiöseste Ungleichheiten, die an sich noch nicht als Ungleichartigkeiten zu betrachten sind, weil sie eben nur die Prozentverhältnisse betreffen, bleiben mehr oder weniger lange latent, insbesondere solange noch alle Zellen von reichlichen Reserven zehren. Gehen diese aber zur Neige, dann werden die Abkömmlinge derjenigen Eiregionen, welche weniger behindert, assimilations- und teilungskräftiger sind, wie Geschwindigkeitshebel arbeiten, ein Minimum voraus, einen kleinen Vorsprung haben. Dies bedingt bereits ganz grobe Reaktionen, ungleiches Wachstum. Was geschieht, hängt vor allem von der Gesamtheit des Zellenstaates, beispielsweise von der Architektonik der Blastula ab, ferner auch davon ab, auf

welcher Seite die zum Teilungswachstum nötige Flüssigkeitsaufnahme erfolgt. So wie das Teilungswachstum, der allgemeine Motor der Entwicklung, so ist differentielles Wachstum nur eine der Grundbedingungen lokaler spezieller Formbildung. Die Abhängigkeit von der Umgebung, welche erst die vorangehenden Entwicklungsphasen schaffen, bestimmt in durchaus epigenetischer Weise, in welcher Art die Reaktion, sozusagen die Ausnützung der Prävalenz, erfolgt. Dies kann im einzelnen nicht schon in der Eizelle bestimmt sein, nicht einmal bei den einfachsten Formbildungen, die sich oft schon nach wenigen Teilungsschritten einstellen. Wir haben bereits oben einige Beispiele dafür angeführt, wie auch im Laufe der weiteren Entwicklung, wenn einmal das Blutgefäßsystem entstanden ist, durch lokale Steigerung der Ernährung der einzelnen Zellenkomplexe an Konzentrationspunkten des Blutstromes ungleiches Wachstum in durchaus epigenetischer Weise entfacht wird, wie die Art und Weise der Entfaltung dann in durchaus abhängiger, ebenfalls epigenetisch sich ergebender Weise sich vollzieht. Aus diesen mannigfachen Anpassungserscheinungen, deren immense Bedeutung für die Gestaltung HAECKEL als einer der ersten voll erkannt und gewürdigt hat, aus der Erkenntnis, wie die Epigenesis „aus Gleichartigem Ungleichartiges“ schafft, ergibt sich bereits, wie widersinnig es ist, für alle Organe und Körperteile spezifisch lokalisierte „Wachstumserregungen“ in der unbefruchteten Eizelle anzunehmen. Die volle Wucht und unbedingte Herrschaft der Epigenesis zeigt sich bei der mit Differenzierung verbundenen, unter dem Einflusse „von Gebrauch und Übung“ — wie HAECKEL sich ausdrückte — zustande kommenden funktionellen Anpassung (Roux), deren Mannigfaltigkeit bereits die vergleichende Anatomie enthüllt. Die Bedingungen des Wachstums während der Entwicklung im Ei zu erforschen und aufzudecken ist die vornehmste und schwierigste Aufgabe der Ontogenie, welche nie und nimmer durch das Zerrbild der organbildenden Keimbezirke und der prädeterminierten Wachstumserregungen zu einer kläglichen „Schneiderarbeit“ — wie sich HAECKEL treffend ausdrückte — degradiert werden darf. Wie „die Natur im Schaffen lebt“, wie das Wachstum immer wieder neue Situationen ergibt und diese ausnützt, wie im Ringen der Zellenkomplexe, durch minimalste, große Eiabschnitte betreffende Prävalenzen eingeleitet, im Laufe der Epigenesis immer feinere Reaktionen bedingt werden, ist zu verfolgen. Was die Eizelle an Formbestimmung beisteuert, ist ein Minimum, der Ausgangssituation eines Ringkampfes vergleichbar. Die Konsequenzen, welche sich daraus ergeben und so weitgehend sein können, bestimmt der Zellenstaat, die Gemeinschaft, die Epigenesis.

III.

Wir haben im Vorstehenden verfolgt, wie ein Zellenstaat durch die Austragung von Wachstumsdifferenzen, durch ein Ringen gleichartiger, lediglich graduell und quantitativ, in ihren Bestandteilen, manchmal nicht einmal der Größe nach verschiedener Zellen zustandekommt und wie sich dann bei der auf solche Weise erworbenen

Vergrößerung und Gliederung des Zellenstaates in einzelne Komplexe, Schichten und Formationen die Bedingungen und die Gelegenheit zur Differenzierung, zur Auslese und Steigerung der einzelnen unicellulären Fähigkeiten der anfangs gleichbeschäftigten Zellen durchaus epigenetisch ergeben. Die in verschiedenen Schichten angeordneten und in verschiedenen Beziehungen zur Außenwelt stehenden Zellenkomplexe können ihre ursprüngliche bescheidene Universalität, welche Protozoen in vollendeter Weise zeigen, nicht einheitlich ausnützen. Sie sind nicht mehr allseitig verwendbar und können nur einige ihrer bescheidenen Fähigkeiten pflegen und steigern, müssen aber die anderen vernachlässigen und schließlich auf sie verzichten. Letztere Verhältnisse, die Bestimmung, erbliche Übertragung dieses Erwerbes der Vergrößerung und Verfeinerung des Repertoires an Differenzierungsweisen soll uns nun zunächst beschäftigen. Die Auslese und Anpassung der cellulären Funktionen erfolgt in einer der natürlichen Zuchtwahl entsprechenden Weise, indem nur diejenige Seite der Universalität des vor allem durch die Chondriosomen des Protoplasmas (Mitochondrien, Chondrioconten) repräsentierten cellulären Arbeitszeuges gepflegt und gebraucht wird, welche jeweils tauglich und anwendbar ist. Die Entfaltung anderer Differenzierungsweisen, sowohl animaler (Fibrillenbildung aller Art, Intercellularsubstanzen) wie vegetativer (Sekretkörner, Pigmente usw.), müssen die Chondriosomen vernachlässigen, sie können sich nur einer Differenzierungsweise bis aufs äußerste widmen. Wenn wir auch hinsichtlich der Konstitution des Chemismus und der Wirkungsweise der Chondriosomen im einzelnen mit Unbekannten rechnen müssen, so ergibt die Verfolgung der Ontogenese dennoch mancherlei Aufschlüsse über diese, durch Arbeitsteilung in der Zelle entstandenen Gebilde. — So wie sich ein vollendeter, freilebender Organismus an das Milieu, an die Gesamtheit der Außenbedingungen anpassen muß, so findet auch bei der Differenzierung der Zellen eine situationelle und funktionelle Anpassung statt. Darin besteht die Funktion der Gelegenheit, welche alle lokalen Bedingungen der Arbeitsteilung umfaßt. Eine Zelle der Urdarmwand kommt nicht in die Gelegenheit ihre Kontraktilität voll auszunützen, sie ist mit der Resorption und der Abscheidung von Verdauungssäften voll beschäftigt. Eine Ectodermzelle kann nicht Muskelfibrillen differenzieren, sondern scheidet eine Cuticula ab oder bildet Cilien und Sinnesborsten. Daß alle Zellen hierzu fähig wären, beweisen jene Keimzellen, die an ihrer ganzen Oberfläche, gleichviel welche Formationen aus den einzelnen Arealen hervorgehen,

eine Cuticula, derbe Eihüllen, als künstlich gezüchtete Dauerkeimzellen, auch Cilien bilden können (*Chaetopterus*). Mesodermale Zellen werden ihr Abscheidungsvermögen steigern, Kalkskelete etc. bilden und, wenn sich günstige Verbindungen ergeben, Muskelfibrillen differenzieren, ihre Kontraktilität steigern können. Der Zellenstaat fördert und vollendet diejenigen der unicellulären Fähigkeiten seiner Komponenten, welche möglich, nützlich und ersprießlich sind, und unterdrückt die anderen. Die Differenzierung der menschlichen Gesellschaft erfolgt ohne Beamten, Schuster, Schneider etc. bildende Substanzen in genau derselben Weise. Dieser Einfluß der funktionellen Auslese und Anpassung ist somit eine Erfahrung des täglichen Lebens und besteht nicht in mystischen und rätselhaften Fern- und Nahwirkungen des Ganzen auf seine Teile.

So wie nun die menschliche Gesellschaft nicht nur die Leistungen universeller Einzelmenschen durch die Arbeitsteilung erhöht, sondern an ihren Individuen auch besondere, spezialisierte Einzelleistungen neu hervorgebracht, ermöglicht hat, die jene bei voller Universalität nicht vollbringen konnten, so gewinnt und erwirbt auch der Zellenstaat hinsichtlich spezieller Differenzierungen Eigenschaften und Fähigkeiten, die für ihn charakteristisch, nur ihm möglich sind, weil der Einzelzelle die Bedingungen zu solcher Vervollkommnung und Spezialisierung des Zellenlebens fehlen. Solche Leistungen sind als multicelluläre Leistungen, als Erwerb eines Zellenstaates, den primären, unicellulären Leistungen gegenüberzustellen. Sie vergrößern das Gesamtrepertoire der Differenzierungsleistungen des Zellenstaates und beeinflussen schon durch die so gewonnene, allgemeine Steigerung des Zellenhaushaltes die unicelluläre Differenzierungsbereitschaft schmarotzender Urgeschlechtszellen. Auch die allgemeine und spezielle Steigerung des Teilungswachstums ist eine solche Rückwirkung multicellulärer Leistungen und Erwerbungen. Die sich daraus epigenetisch ergebenden Formgestaltungen, die Komplikation des Zellenstaates schaffen erst die Bedingungen, unter denen dann bei der Arbeitsteilung Differenzierungen und Anpassungen speziellerer Art zustande kommen, die an der Einzelzelle nicht möglich sind, nur von Zellen eines Staates geleistet werden können.

Das weitestgehende Repertoire an unicellulären Leistungen einer Einzelzelle repräsentieren die Protozoen. Niedrige Metazoen zeigen dieselben Leistungen in einem Zellenstaate verteilt, nicht von einer Einzelzelle besorgt (Cilien, Excretions-, Secretionserscheinungen, Skelete, kontraktile Fibrillen u. dgl.). Höhere Metazoen zeigen dann

diese Leistungen weiter spezialisiert, andere Abscheidungen, qualitativ andere Produkte, zu deren Entstehung nur ein Zellenstaat die Möglichkeit schaffen kann. Das Vermögen der Abscheidung besaßen wohl auch schon die Ausgangszellen, sie hätten es sicherlich betätigt und gesteigert, wenn sich ihnen die Gelegenheit hierzu geboten hätte. Insofern besteht also auch in dieser Hinsicht, betreffs des Differenzierungsvermögens, kein essentieller, sondern nur ein gradueller Unterschied zwischen der Protozoen- und Metazoenzelle. Das Gebiet der unicellulären Leistungen umfaßt somit alle Errungenschaften der Protozoen und die ihnen entsprechenden Leistungen der Metazoen, zu denen auch die von Metazoenahnen erworbene Fähigkeit der Teilung im Verbande gehört. Was nur ein Zellenstaat erwerben kann, gehört in die Kategorie der multicellulären Leistungen.

Was die Zellen im jungen und im älteren Zellenstaate leisten, ist somit die Funktion der Gelegenheit und der Verwendbarkeit. Es hängt von den sich epigenetisch ergebenden Bedingungen ab, welche unicellulären Fähigkeiten in den einzelnen durch differentielles Wachstum geschaffenen Formationen gesteigert und welche vernachlässigt werden. Wird diese Bedingungskette frühzeitig geändert, dann ergeben sich zwangsläufig auch Verschiedenheiten in der Verwendung des voll leistungsfähigen Zellenmaterials. Die physiologische und experimentell erzeugte Heteromorphose legt davon beredtes Zeugnis ab. Es liegt kein Grund vor, diese Grade des Leistungsvermögens durch die metaphysischen Ausdrücke prospektive Bedeutung und prospektive Potenz zu kennzeichnen; statt dessen wäre von einer engeren und weiteren Verwendbarkeit des autonomen Zellenmaterials zu sprechen, je nachdem der Bedingungskomplex der Formbildung, Gestaltung, der funktionellen Auslese und Steigerung der unicellulären Fähigkeiten enger oder weiter gesteckt ist. Von „entwicklungsmechanischer Potenz“ zu sprechen ist überflüssig, denn daß das Entwicklungsvermögen zwangsläufig sich äußert und von einem Bedingungskomplex beherrscht wird, ist eine Binsenweisheit, welche, für den formalen Analytiker wenigstens, als selbstverständlich zu gelten hat.

Im Sprachgebrauche besteht ferner ein Unterschied zwischen den Ausdrücken Anlage und Veranlagung. Die Anlage, das Angelegte ist immer etwas direkt Bedingendes, meist wenn auch nur in groben Zügen Fertiges, Bestimmtes, im Prinzip ausgeführtes, Materielles, während die Veranlagung eine Befähigung, etwas viel Einfacheres, die Eignung zum Anlegen und Ausführen bedeutet, deren

Realisierung stets von weiteren Bedingungen abhängig ist. Wenn die Keimzelle als Ganzes polar bilateral gebaut ist, so ist dies noch nicht die Anlage einer Chordoniergastrula, es ist damit nur die Befähigung, die Veranlagung gegeben. Diese Disposition zur Entstehung von Wachstumsdifferenzen im jungen Zellenstaate besteht unter den aus jenen durch graduell verschiedene Wachstumsbefähigung ausgezeichneten Abschnitten des Eiplasmas hervorgehenden Blastomeren und Zellenkomplexen. Die geringste Änderung der bestehenden osmotischen Druckverhältnisse, des Chemismus, der chemischen Konstitution, der Abscheidung von Blastocölflüssigkeit, die Ausweitung des Blastocöls, welches der Urdarm dann nicht ausfüllt, würde eine ganz andere Austragung jener Differenzen zur Folge haben, und niemals käme daraus ein Chordonier zustande. Nur in hochgradiger Beengung entstehen jene Faltenbildungen der dorsalen Gastrulawand. Es besteht somit lediglich eine Befähigung, eine Veranlagung zu ungleichem Wachstum, nicht aber eine Anlage zur Gastrulation in der Keimzelle, denn über die Art und Weise, wie die Wachstumsdifferenzen im Laufe der Entwicklung allmählich ausgetragen werden, welche Folgeerscheinungen eintreten, entscheiden stets sich erst epigenetisch, während des Ringens ergebende Bedingungen. Die Veranlagung zu Wachstumsdifferenzen, die einzige, aber sehr bedeutungsvolle Rolle, welche der polar bilaterale Eibau bei der Formbildung spielt, kann also niemals mit Organbildungen und Formbildungen überhaupt in direkten Zusammenhang gebracht werden. Genau dasselbe gilt für die Veranlagung zu besonderen Differenzierungen. Keine Entscheidung über Gewebsbildung ist schon in der Keimzelle gefällt, denn wie insb. der Vergleich mit dem, was z. B. bei künstlicher und natürlicher Duplicitas anterior geschieht, lehrt, hängt dies von der Epigenesis ab. Minutiöse Bedingungsänderungen im Längenwachstum, kleine Widerstände der Nachbarschaft haben eine ganz andere Verwendung der einzelnen Zellen zur Folge, die daher nicht die Anlage und Austeilung von spezifischen Leistungen enthalten können. Erst die Situation im Zellenstaat entscheidet darüber, welche unicellulären Leistungen jeweils gefördert und welche unterdrückt werden. Es kann nur von einer — in letzter Linie auf die durch Generationen hindurch wirkenden und verändernden Außenbedingungen zurückzuführenden — Veranlagung zu besonderer Entfaltung und Nuancierung und Variation gewisser unicellulärer Fähigkeiten, speziell des Abscheidungsvermögens, gesprochen werden. Diese hängt von der chemischen Konstitution des Plasmas

selbst und des ihm dargebotenen Rohmaterials ab und ist daher materiell begründet, niemals aber kann der spezielle und lokalisierte Erfolg und Effekt unter dieser Veranlagung gemeint sein. Die Mannigfaltigkeit der Veranlagung für Differenzierungen, welche die Keimzellen niedriger und höherstehender Formen auszeichnet, kann als intensive Mannigfaltigkeit bezeichnet werden. Als extensive Mannigfaltigkeit der Veranlagung wäre in der Organismenreihe jene durch das Eiwachstum erworbene, im groben Eibau in der Zelle als Ganzes, durch die Anordnung der Reserven repräsentierte Veranlagung zu den Wachstumsdifferenzen zu betrachten, die teils zu Einbuchtungen, Einfaltungen und Abschnürungen, aber auch zur Fortsatzbildung und freier Auffaltung führt. Wir weichen im Gebrauche dieser Worte von den philosophischen Darlegungen Driesch's ab, welcher die intensive Mannigfaltigkeit als Entelechie betrachtet, während wir darunter die Veranlagung zur gesamten Differenzierungsweise des Zellenstaates, also zu den in den Einzelzellen sich abspielenden Differenzierungsvorgängen betrachten. Als extensive Mannigfaltigkeit, welche Driesch aberkennt, betrachten wir somit die von Zellenverbänden geleistete Mannigfaltigkeit der Formbildung. Der Erwerb der intensiven Mannigfaltigkeit ist von der Registrierung des mütterlichen Stoffverkehres, von der unicellulären Veranlagung, wie sie auch Protozoen zeigen, und von dem übrigen während der Entwicklung dargebotenen Materiale, also von äußeren und inneren Entwicklungsbedingungen abhängig, die stets veränderlich sind. Es ist also die Gesamtleistung der Differenzierung gemeint, nicht jedoch deren besondere Austeilung auf Zellenkomplexe oder die Plasmaabschnitte, von denen sie stammen.

Die auf Grund der formalen Analyse der Entwicklung zu schöpfende Erkenntnis macht auch die mystischen Vorstellungen von Entwicklungsreizen, vom Wechsel der Entwicklungsreize, die Anschauungen von der Verinnerlichung von Entwicklungsreizen, wie sie Schultz in seinen Prinzipien der rationellen Embryologie vertritt, vollkommen überflüssig. Es ist doch viel einfacher, von Entwicklungsbedingungen, welche die Entfaltung unicellulärer Fähigkeiten und Leistungen bestimmen, vom Bedingungswechsel, von der Festigung, der Stabilisierung von Entwicklungsbedingungen, vom Eiwachstum, der Polarität und Bilateralität der chemischen, die Differenzierungen beeinflussenden Konstitution zu sprechen. Die Embryonalentwicklung läuft so glatt, so ruhig und meist ohne Störungen ab, daß es keinerlei besonderer Reize oder stürmischer

Stimuli bedarf, die auf besonders intensiv und jäh einwirkende Außenbedingungen zurückzuführen sind, oder sollte die im ganz groben Eibau begründete Veranlagung zu Wachstumsdifferenzen ein Entwicklungsreiz, ein mnemisch festgehaltener Stimulus zur Gastrulation sein? — Was aber für die Gastrulation gilt, ist auch für alles andere, sich im epigenetischen Werdegang Anschließende anzuwenden. — Auch das so vielgebrauchte Wort „Determination" drückt immer eine gewisse, unmittelbare Zielstrebigkeit, eine spezielle Vorherbestimmung aus, die der bescheidenen, richtunggebenden Anfangssituation und den Reaktionen, welche die Entfaltung unicellulärer Fähigkeiten insbes. des Teilungswachstums auf diese Situationen ergeben, nicht entspricht. Es ist mit diesem Worte viel zu viel gesagt. Determiniert sind nur die ersten einleitenden Wachstumsdifferenzen, die erste Position im Ringen. Wie diese Wachstumsdifferenzen ausgetragen werden und alles übrige hängt von den sich weiterhin ergebenden und den als latente Begleiterscheinungen innerer und äußerer Art bereits bestehenden Bedingungen ab. Wir müssen stets das aus solch einfachen Situationen erfolgende, blindlings, spontan dem Zwange der jeweils beeinflussenden Bedingungen unterliegende Geschehen, das In-den-Tag-Hineinbauen verfolgen, um die Entstehung der Formationen zu erklären. Auch die Fähigkeiten zur Differenzierung sind, wie wir noch sehen werden, durchaus nicht im einzelnen, sondern nur im allgemeinsten determiniert. Das Programm der einzelnen Nummern des Konzertes ist im einzelnen nicht festgelegt; es sind nur die Stücke bekannt, aber nicht die Reihenfolge und auch nicht die besondere Art, in der sie vorgetragen werden. Weder das „Wo" noch das „Wie" ist in der Keimzelle präzis festgelegt, alles könnte auch noch anders werden. Es empfiehlt sich also, den Gebrauch des Wortes Determination für die Deskription erheblich einzuengen und, was speziell die Formbildung anlangt, nur vor der beim Eiwachstum erworbenen Determination, oder aber viel besser von Disposition oder Veranlagung zu ungleichem Wachstum zu sprechen. Im übrigen bedeutet Determination etwa so viel wie erfahrungsgemäße, unicelluläre, spezielle Leistungsfähigkeit und dann im Zellenstaat unter den jeweiligen Verhältnissen engere Verwendbarkeit des indifferenten Zellenmateriales.

Schon nach den ersten Teilungen tritt das gegenseitige Abhängigkeitsverhältnis der jungen Glieder des Zellenstaates markant in Erscheinung. Diese Abhängigkeit ist das Charakteristikum des Zellenstaates, sie ist das Opfer, welches die Einzelzelle

den Vorteilen, welche ihr der Gesamtstaat bietet, bringt. Diese gegenseitige Abhängigkeit ermöglicht die Organisation. Es ist noch kein Fall bekannt geworden, in welchem eine Zelle jüngerer oder älterer Zellenstaaten, vollkommen aus dem Verbande gerissen und frei gemacht, genau dasselbe in derselben Weise geliefert hat, was sie im Verbande geleistet hätte. Es erscheint daher müßig, von Selbstdifferenzierung und abhängiger Differenzierung zu sprechen oder gar eine scharfe Grenze zu ziehen.

Die unicellulären Mittel und das Material, das synthetische Vermögen, bringt jeder Abkömmling der Keimzelle mit. Die Betonung solcher Selbstdifferenzierungsfähigkeit der Keimzelle, d. h. der Fähigkeit zur Entfaltung unicellulärer Leistungen und dieses Vermögens der Gesamtheit ihrer Abkömmlinge des Somas als Ganzes ist wohl überflüssig, weil dies selbstverständlich ist. Über die Verwendung jener Mittel und Fähigkeiten sowie jenes Rohmaterials, über die Gruppierung der Zellen und Art der Differenzierung entscheidet jedoch stets die Gesamtheit. Darin besteht von allem Anfange an unbedingte Abhängigkeit der Glieder des Zellenstaates. Die Differenzierung ist eine Funktion der Gelegenheit, mithin im Zellenstaate schon von vornherein ein abhängiger Akt. Die Verwendung des Ausdruckes „Selbstdifferenzierung“ und „abhängiger Differenzierung“ ist auch deshalb bedenklich, weil sie zu innig mit den Vorstellungen über organbildende, eine gewisse Unabhängigkeit schaffende Substanzen und andere Varianten der Mosaiktheorie, mit der Annahme mystischer Fernwirkungen verknüpft sind, als daß sie unbefangen gebraucht werden könnten.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß jede einseitige Differenzierung den gesamten Haushalt der Zelle, die chemische Konstitution und den Chemismus aller ihrer Komponenten verändert. In dieser Hinsicht unterscheiden sich die Gewebszellen voneinander. Spezifische Veränderungen einzelner Kernsegmente anzunehmen und diesen gar besondere Prädispositionen zu solchen zuzuschreiben, liegt jedoch gar keine Veranlassung vor. Hat sich aber einmal ein Zellenkomplex, seiner Anordnung im ganzen entsprechend, in bestimmter Weise differenziert, zeigt er ein organotypisches Wachstum (R. Hertwig), dann vermögen seine Glieder nur unter besonderen Umständen, wenn sie unter hierzu günstige Bedingungen gebracht sind, diejenigen Fähigkeiten, auf die sie bereits einmal verzichtet haben, wieder zu gewinnen und auszunützen. Es tritt in solchen Fällen cytotypischen Wachstums eine Entdifferenzierung ein — oder, vielleicht besser

gesagt, Indifferenzierung — in extremen Fällen können sogar funktionierende Muskelzellen die Fibrillen auflösen und zu Spermatogonien werden (*Moniezia*, nach CHILD, 1906). In anderen Fällen üben derartige, beschäftigungslos gewordene Zellen, welche dem Staate als Müßiggänger und Schmarotzer zur Last fallen und durch keinerlei besondere Differenzierung in Anspruch genommen sind, ihre primitivste Allgemeinfunktion, das Teilungswachstum, in schrankenloser Weise aus und geben dann Geschwülsten den Ursprung. Nur die Keimstätten halten sich bei der Arbeitsteilung im Soma schon von vornherein abseits, sie engagieren sich zu keiner dem Soma nützlichen Funktion, weil sie gemäß ihrer Anordnung hierzu nicht beansprucht werden. Sie bewahren alle ihre bescheidenen Fähigkeiten; Kern und Chondriosomen bleiben universell, bis die sexuelle Arbeitsteilung auch sie erreicht und in einseitiger Weise differenziert.

KERSCHNER (1887) hat in jener gedankenreichen Schrift „Keimzelle und Keimblatt" die Frage aufgeworfen: „Wozu die Differenzirung, was leistet der vielzellige Organismus, welcher mit all dem Aufwand von Zeit und Material zu Stande kam? Die Erhaltung seiner selbst, und dadurch die der Art; da aber letztere durch die Keimzellen vermittelt wird, ist seine wichtigste Leistung die Erhaltung der Keimzellen!" [Setzen wir hinzu: Die Steigerung dieser Leistungsfähigkeit der Keimzellen, so ist auch das phyletische Moment gewürdigt.] In trefflicher Weise führt KERSCHNER jenen Gedankengang aus. Die Erhaltung des Lebens der Keimzelle durch mannigfache Schutz- und Ernährungsapparate, ferner „die Erhaltung ihrer Indifferenz und Fortpflanzungsfähigkeit" sind die leitenden Prinzipien. Bei dem Protozoon ist jede Zelle imstande, selbständige freie Individuen zu schaffen. Als der Zellenstaat begründet und immer weiter ausgestaltet wurde, sich vergrößerte und differenzierte, wurde der zur Fortpflanzung befähigte Zellenkomplex zum Teile eines Ganzen und immer mehr relativ als „Gonoblast" eingeschränkt. Bei der Entstehung der primären Organe bzw. der Keimblätter wird er in die Tiefe versenkt, und die sterilen sich differenzierenden Körperzellen gewinnen die Oberhand. (Wir weisen darauf hin, daß diese Einschränkung nur eine relative ist, daß die Komplikation des Zellenstaates eine immense Vermehrung der zur Fortpflanzung befähigten Zellen geschaffen hat.) Die differenzierten Körperzellen betrachtet KERSCHNER „als durch mechanische Verhältnisse an der Fortpflanzung gehinderte, im gewissen Sinne degenerirte, notwendigerweise geduldete Individuen des Zellstaates. Die Keimzellen selbst sind die eigentlichen, ewigen, einzelligen Wesen, gleichgültig welche Individualitätsstufe das sie schützende und nährende Individuum einnimmt." „Uebrigens ist ja die Ernährung und Erhaltung steriler Gewebszellen vom Standpunkte der Keimzellen ein nothwendiges Uebel, das möglichst beschränkt werden muss." „Der Fortschritt, die Erlangung einer höheren Organisationsstufe ist gleichbedeutend mit dem Weiterschreiten der Differenzirung: diese

fällt aber bei den Mehrzelligen mit der Einschränkung der Fertilität der Elemente zusammen." „Bei den Vielzelligen ist der absolute Verlust an Keimmaterial die Zahl der zur Erhaltung der Keimzellen geopferten Generationen." „Die Person ist ein Prüfstein, ein Beleg für die verschiedenartigen einseitigen Leistungen, die Anpassungsfähigkeit der gezüchteten Keimzellen." Der Embryo ist mit Rücksicht auf die Keimzelle ein Fortpflanzungsprodukt, im Hinblick auf die erfahrungsgemäß aus ihm hervorgehende Form ein Fortpflanzungskörper der Keimzelle. „Erhaltung der Indifferenz der Keimzellen ist die Endleistung jeder Differenzirung, also auch derjenigen der Keimblätter." So kommt Kerschner zu dem „nur absichtlich misszuverstehenden Satze: omne vivum, omnis cellula — ovum."

Für die Phylogenese steht das Soma im Dienste der Keimzelle, indem es deren Leistungsfähigkeit erhält und steigert. Dies ist eine der kardinalsten Bedingungen höherer Organisation. Die Art und Weise, wie sich aber die Keimzelle des Somas bemächtigt, ist ein Gewaltakt; die Propagationszellen sind im Soma die schlimmsten Schmarotzer. Wenn wir, wie es Kerschner empfiehlt, die einzelnen phyletischen und ontogenetischen Entwicklungsstadien als das betrachten, was „sie im Augenblicke sind" bzw. waren, so erscheint die Art und Weise, wie die Sonderung der Keimzellen zustande kommt, als ein ganz planlos erlangter Erwerb. Die sekundäre Sicherung der Deszendenz war anfänglich der Effekt grobmechanischer Momente; hilflos wurden Epithelzellen nach außen abgestoßen und konnten nun dasselbe Leben und Treiben beginnen, welches den Mutterstaat begründet hat. Als dann die intensivere Formgestaltung des Zellenstaates Komplexe schuf, die gemäß ihrer Anordnung im Ganzen bei der funktionellen Auslese und Anpassung zu nichts anderem zu brauchen waren, fanden diese treffliche Gelegenheit vor, besonders intensiv zu assimilieren, am Zellenstaate zu saugen und nun wahllos dessen Stoffverbrauch zu registrieren. Schließlich trat das Soma ganz in den Dienst der Keimzelle. Seine Errungenschaften waren nicht umsonst und boten die Basis zu unabsehbarer Komplikation und Vollendung. — Zugleich ergaben sich seinen immer unverschämter werdenden Schmarotzern die Bedingungen und Gelegenheit, es zu verlassen und gestählt im Kampfe ums Dasein von dem aufgenommenen Material Nutzen zu ziehen. Sie haben an den Errungenschaften des Zellenstaates partizipiert und diese ausgenützt, ohne ihm Opfer zu bringen. Die Entwicklung und Gestaltung der menschlichen Gesellschaft bietet leider auch für diese Erscheinung mancherlei Beispiele. Es ist für den einzelnen Zellenstaat ein grausamer Egoismus, wenn die arbeitenden und tätigen Mitglieder zu-

grunde gehen und diejenigen, welche für ihn nichts geleistet haben, wenigstens zum Teil in den unzähligen Generationen unvergänglich sind. In ihrer Art haben die letzteren allerdings nicht minder intensiv gearbeitet. Ein kleiner Zweig im immer gewaltiger werdenden Geäste des Zellenbaumes, des Somas, stellt sich in den Dienst der Phylogenese.

Je größer der Zellenstaat wird, um so mehr verbraucht er, und je mehr Zellen unter dem Zwange der Gesamtheit diejenige ihrer bescheidenen Fähigkeiten steigern und ausbilden, welche in den einzelnen Zellenkomplexen möglich sind, um so mehr spezialisiert sich auch der gesamte Stoffwechsel. Nach dem Verbrauche richtet sich aber auch die Aufnahme, die Tätigkeit der Darmwand. Je reichhaltiger der Stoffwechsel wird, um so mehr Substanzen nimmt dann auch die diesen Stoffbedarf des Mutterorganismus gewissermaßen registrierende Eizelle in sich auf und wandelt sie — der Leberzelle ähnlich — in flüssige, gelöste und korpuskuläre (Dotter) Nahrungsreserven um. Bei diesen Vorgängen des Eiwachstums ist nicht nur das Protoplasma, sondern auch der Kern in ganz hervorragender Weise beteiligt. Dies ist schon daraus zu ersehen, daß an den ganz jungen Oocyten holoblastischer und meroblastischer Formen die ersten Dotterkörner in der Nachbarschaft des Kernes auftreten und von da aus das Dottermassiv aufgebaut wird. Auch bei größerer Zunahme des Dotters liegt die Region, in welcher der fein- und grobkörnige Dotter entsteht, größtenteils im Bereiche der Wirkungssphäre des Kernes. Bei allen übrigen Vorgängen, welche die Einseitigkeit der Differenzierung der Oocyten mit sich bringt, ist der Kern ebenfalls in hervorragendem Maße beteiligt. Diese Vorgänge bilden ein physiologisches Problem für sich, gehören in erster Linie ins Gebiet der Cellularphysiologie, sind aber andrerseits von den Entwicklungsmechanikern sehr summarisch oder überhaupt nicht berücksichtigt worden, wenn sie das Ei meist als den Effekt einer vollzogenen Tatsache, als etwas Gegebenes hinnehmen und hastig dem Experimente überweisen. Denjenigen Forschern, welche bei oft so mühsamer Arbeit die Vorgänge des Eiwachstums ermittelt haben, kam es berechtigterweise gar nicht in den Sinn, die unicellulären Erscheinungen welche sich ihnen darboten, ins Joch entwicklungsmechanischer Theorien und Spekulationen zu zwängen und die sich abspielenden Vorgänge als eine Synthese von spezifischen, organbildenden Anlagesubstanzen, Plassonten, Vererbungssubstanzen für individuelle Formationen oder

als Rohmaterial für formative Stoffe zu betrachten. Sie würden als die allein maßgebenden Berater eine solche Beurteilung in Anbetracht der unüberwindlichen Schwierigkeiten, welche dem Versuche der praktischen Durchführung jener Spekulationen im Wege stehen, mit Recht als eine Absurdität erachten.

Während Formgestaltungen aller Art, von der einfachen Invagination bis zu dem Ringen auf allen Linien, welches zu den kompliziertesten Formationen führt, das volle Werk der Epigenesis sind, die lediglich mittels des Teilungswachstums aus einer einfachen richtunggebenden, von einem Zellenstaat geschaffenen vor allem polar bilateralen Ausgangssituation zustande kommen, liegen die Dinge bei den Differenzierungen, bei der Ausübung anderer unicellulärer Fähigkeiten, etwas anders. Der Erwerb besonderer Differenzierungen, welche das Protozoon nicht leisten kann, ist das Werk des Zellenstaates. Wird nun unter denselben Bedingungen der Erwerb wiederholt und so gesteigert, daß dadurch der gesamte Chemismus, der Stoffwechsel beeinflußt wird, so kann bei der Registrierung desselben die Keimzelle eine Dispositon zur Wiederholung von Leistungen gewinnen, die das Werk eines Zellenstaates ist. Sowohl der Erwerb dieser Disposition wie die Ausnützung, der Gebrauch derselben ist nur in einem Zellenstaate möglich. Damit gewinnt aber die Keimzelle eine graduelle Komplikation, welche die Protozoen und auch die ersten Metazoen noch nicht besaßen. Ihr Chemismus wird auf besondere Leistungen eingestellt, deren Erfüllung von einer kürzeren oder längeren Reihe sich epigenetisch ergebender Bedingungen abhängig ist. In solchem Erwerbe einer Disposition zu speziellen Differenzierungen unterscheidet sich somit die Keimzelle der Metazoen von Protozoen. Die erste grundlegende Disposition für multicelluläre Leistungen ist der Erwerb der Teilung im Verbande, welcher an sich als eine von Einzelligen erworbene Fähigkeit die ganze Formenwelt der Metazoen eröffnet hat; in zweiter Linie stehen Dispositionen zu Varianten anderer unicellulärer Leistungen, die in solcher Weise nur in einem Zellenstaate ausgenützt werden und auch von solchen erworben worden sind. Wenn auch alle diese Varianten der chemischen und physikalischen Konstitution im Rahmen der Unicellulären liegen, so repräsentieren sie doch bereits das Fundament und das Erbe des Zellenstaates, Dispositionen zu multicellulären Leistungen, das Charakteristikum einer Keimzelle, welches diese vom Protozoon graduell unterscheidet. Auf der einmal betretenen Bahn, welche der Erwerb der Teilung im Verbande

eröffnet hat, können diese Dispositionen für besondere multicelluläre Leistungen in weitestgehendem Maße gesteigert werden. Dies gilt namentlich für ovipare Formen, welche den vollen mütterlichen Stoffbedarf und -ersatz beim Eiwachstum registrieren, sei es durch direkte Einverleibung oder durch besondere Umwandlung und Konzentration des Rohmaterials. Die Entfaltung und Ausnützung dieser Disposition ist jedoch stets das Werk der Epigenesis.

Je reichhaltiger nun die Nahrungsreserven werden, um so mehr werden dann auch die an sich primitiven Fähigkeiten im jungen, neuen Zellenstaate gefördert, wenn das Rohmaterial hierzu schon reichlich vorhanden ist. Darüber aber, von welchen Zellenkomplexen des jungen, wachsenden Zellenstaates diese Fähigkeiten später gesteigert werden, entscheidet die Gesamtheit und die Epigenesis. Die verschiedene Verwendung des Zellenmaterials bei Doppel- und Mißbildungen gibt, sofern die minutiösen Bedingungen ihrer Enstehung erkannt sind, in dieser Hinsicht die wichtigsten Anhaltspunkte. Auf diese Weise, durch die Registrierung des mütterlichen Stoffverkehrs und -bedarfs wird also die Disposition zur Wiederholung erworbener Differenzierungen und Gestaltungen vererbt. Diese Tatsache können, wie Haeckel mit Recht bemerkt hat, nur diejenigen nicht anerkennen, die sozusagen den Wald vor lauter Bäumen nicht sehen oder voreingenommen das Geschehen betrachten! Wie sollte aber auch dieses Geschehen erklärt werden, wenn auf Grund vorgefaßter Meinungen erst eine „Implikation", d. h. eine moderne Zusammenfaltung, eine Rückverwandlung des Entwickelten ins Unentwickelte, dann eine „Translation", eine Übertragung dieser mystischen Gebilde auf das Keimplasma und zwar gerade an die richtige Stelle seiner impliziten Struktur, dann schließlich eine „Explikation", eine moderne Auseinanderfaltung des Unentwickelten ins Entwickelte gefordert und postuliert wird? Die Übertragung erworbener Eigenschaften spielt sich in der Natur doch als eine durchaus epigenetische Erscheinung und in ganz anderer Weise ab als unter jenen einseitigen entwicklungsphilosophischen Voraussetzungen der Entwicklungsmechaniker! Wie kann ein fertiges Organ eine vollendete Differenzierung, irgendeine Formation des Zellenstaates unter Erhaltung der Spezifität ins Unentwickelte verwandelt werden? Solche abenteuerliche, so ganz und gar nicht der Praxis entnommene und daher auch nicht für konkrete Fälle anwendbare Vorstellungen, die an Kompliziertheit, Unklarheit und gekünsteltem Aufbaue den Entelechiebegriff weit übertreffen, werden durch die

exakte Analyse des Geschehens, der sie in störender Weise vorgreifen, nie bestätigt werden. Eine der fundamentalsten, das Metazoenreich erweiternden Einrichtungen darf nicht einem Dogma unterworfen, nicht an einem Dogma geprüft werden. Nie und nimmer können spezifische Werke eines Zellenstaates, einer Zellengemeinschaft, von Zellenverbänden geleistete und vervollkommnete Formationen in irgendeiner Weise auf eine Einzelzelle übertragen und von dieser repräsentiert werden, sondern es kann sich lediglich um Veränderungen, Steigerungen unicellulärer Funktionen und Dispositionen handeln. Nur diese, nicht aber das Werk unicellulärer Leistungen, also irgendeine organisierte Form oder ihre individuellen Varianten sind als solche vererbbar. Die Epigenesis schafft mit unicellulären Fähigkeiten den Zellenstaat und seine Formationen. Sobald diese Richtung außer acht gelassen wird, muß jeder Versuch der Erklärung der Vererbungserscheinungen in eine Sackgasse führen, aus der es nur einen Ausweg gibt: die Cellularphysiologie.

Unsere Kenntnisse über die Vorgänge, welche sich bei speziellen Differenzierungen und Abscheidungen im Zelleibe abspielen, sind noch zu gering, um entscheiden zu können, in welcher Weise und in welchem Grade durch die Mitgift der Disposition zur Entfaltung besonderer nur in einem Zellenstaate möglicher Leistungen die essentiellen Komponenten der Zelle beeinflußt werden. Unter allen Umständen müßte die Konstitution sowohl des Kernes wie des Protoplasmas bzw. ihrer in Arbeitsteilung entstandenen Formationen verändert sein, weil beide bei all diesen Leistungen in innigsten Wechselwirkungen stehen. Es ist schwer abzuschätzen, inwieweit im Laufe der Entwicklung Anpassungserscheinungen sich ergeben, d. h. inwieweit ein einfacherer, universeller Zellhaushalt dann, wenn sich Gelegenheit hierzu bietet, das in der Mitgift, dem aus dem mütterlichen Soma registrierten Rohmaterial, Bereitstehende verarbeitet und so wie die Gewebszellen des Muttertieres in funktioneller Anpassung ausnützt. Dann würde ein guter Teil der Disposition nicht nur im Kern und Protoplasma, sondern auch im Rohmateriale des Deutoplasmas bzw. bei den viviparen Formen in der Art der intrauterinen Stoffzufuhr gegeben sein, die (Keim)-Zelle als solche entlastet, einfacher und ursprünglicher erscheinen. Wahrscheinlich trifft dies in weitgehendem Maße zu; warum sollte denn auch der Elementarorganismus der Keimzelle nicht dasselbe Anpassungsvermögen einer indifferenten, universellen, aber bescheidenen Konstitution besitzen wie die Pro-

tozoenahnen und rezente Protozoen? Auch bei den groben Anpassungserscheinungen der Metazoenformen tritt die Wucht der Epigenesis, die aus Einfachem Kompliziertes, aus Gleichartigem Ungleichartiges schafft, deutlich genug zutage, so daß gar keine Nötigung vorliegt, die Keimzelle mit allzuviel bevormundenden Qualitäten zu überladen und das Werk der Epigenesis zu schmälern. Wenn sich so günstige Bedingungen, so treffliche Gelegenheit zum epigenetischen Erwerbe besonderer Leistungsfähigkeit — im Teilungswachstum und in der Differenzierung ergeben, dann kann sich wohl auch eine einfachere, in ihren essentiellen Komponenten noch nicht auf jene Spezialitäten abgestimmte Zelle unter Verzicht auf ihre Universalität und allgemeine Bereitschaft dem raschen Erwerbe besonderer Leistungen widmen. Sicherlich ist die Keimzelle namentlich höherer Formen in ihrem Chemismus als Abkömmling einer solchen Form für die Disposition zu solchem Erwerbe im allgemeinen bereits geeigneter; äußere Entwicklungsbedingungen spielen hierbei eine eminente Rolle. Zur Akquisition von speziellen Dispositionen dürfte jedoch die Stoffzufuhr und andere sich epigenetisch ergebenden Bedingungen der Verwendbarkeit den Ausschlag geben. Die Aufgabe der Forschung besteht nicht darin, in die Keimzelle unter Mißbrauch unserer Erfahrungen an älteren Stadien möglichst viel an Qualitäten hineinzulegen, sondern vielmehr nach dem Vorbilde der Phylogenese möglichst einfache Verhältnisse vorauszusetzen und die Wucht der Epigenesis, alle die Anpassungserscheinungen, die „aus Gleichartigem Ungleichartiges“ schaffen, zu erkennen. Protozoen zeigen, was eine Zelle als Einheitsindividuum unter voller Erhaltung ihrer individuellen Universalität zu leisten vermag. Was muß eine Zelle erst leisten können, wenn ihre dringende Lebensfunktionen im Zellenstaate erleichtert, wenn sie entlastet wird im Kampfe ums Dasein und unter den günstigsten Bedingungen sich besonderen Verrichtungen hingeben kann?

Der kleine Schritt, welcher beim frühzeitigen Ausschlüpfen primitiver Organismen aus der Eihülle zwischen der Ernährung des Keimlings mit den beim Eiwachstum aufgespeicherten Reserven und der Aufnahme von Nahrung aus der Außenwelt vermittelt, wird bei der Zunahme des Dottererwerbes immer später getan. Der Umstand, daß auch ausgebildete, höherstehende Organismen sich von ihren eigenen, abgelegten Eiern nähren (z. B. hungernde Tritonen), lehrt uns weiterhin, daß dem beim Eiwachstum wahllos einverleibten, in konzentrierte Substanzen synthetisch umgewandelten Rohmateriale, diesem Extrakt an Rohmaterial, welches der mütterliche Organismus

zum Ersatz des Verbrauchten benötigt, nicht die mystische Bedeutung von Anlagesubstanzen zuerkannt werden kann. Ob das Nahrungsmittel direkt von außen aufgenommen wird oder in konzentriertester Form dem lebhaft wachsenden Keimling dargeboten wird, ist prinzipiell einerlei. Hinsichtlich der Differenzierungsweise und der Austeilung des Rohmateriales macht es keinen Unterschied, ob wir ein Kind mit gewöhnlicher oder mit hochkonzentrierter Kost ernähren. Noch niemand hat in den Nährpräparaten Anlagesubstanzen für bestimmte Organe, deren Wachstum durch sie gefördert werden soll, erblickt. Darüber, wo und wie dieses Rohmaterial ausgenützt wird, entscheidet erst der Zellenstaat. — Andererseits hat aber bereits Darwin den immensen Einfluß der Nahrung auf den Körperbau dargetan; unzählige Beobachtungen am Freileben und biologische Versuche haben dies in vielseitigster Weise für die Entwicklung bestätigt. Es hängt also in letzter Instanz ganz und gar von den Außenbedingungen ab, wie das grobe, universelle Arbeitszeug der Zellen, die Bereitschaft der Chondriosomen (Meves) ausgenützt und gesteigert wird. Nichts von dem, was das Muttertier zum Ersatz des Verbrauchten, zu weiterem Wachstum und den eigenen Differenzierungen benötigt, wird dem alles wahllos registrierenden und einverleibenden, umwandelnden Eiwachstum vorenthalten. Dies befähigt dann den Keimling zum epigenetischen Erwerb derselben Leistungen. Alles muß aber auf die unicelluläre Note gebracht werden. Ein seine Eier fressender Triton nimmt nicht muskelbildende usw. Substanzen zu sich, sondern ein Rohmaterial, welches sich zur Differenzierung von Muskelfibrillen usw. eignet, hierzu verwendbar ist. Wo und wie dies geschieht, darüber entscheidet die Epigenesis; ohne Rohmaterial aber keine Differenzierung. Nachdem nun aber jeder Organismus, jeder Vertreter einer Species auch sein eigenes chemisches Leben führt (Huppert) und sein ganzer Zellenhaushalt auf diese Note abgestimmt ist, so erscheint sowohl die unicelluläre Bereitschaft wie auch das aufgestapelte Rohmaterial der Keimzelle auf diese Note abgestimmt. Beide Faktoren sind in mannigfaltigster Weise veränderlich, sowohl das bereitstehende Rohmaterial als die ausübenden Organe der Zelle, und beide gemeinsam können eine individuelle Note aufprägen. Beide sind aber hierbei ganz und gar dem Zwange der sich erst epigenetisch ergebenden Bedingungen unterworfen. Alle unicellulären Fähigkeiten, vor allem aber das Teilungswachstum können auf diese Weise eine individuelle, unicelluläre Note ins Ungemessene vergrößern, eine kaum wahrnehm-

bare Nuance auf weite Flächen projizieren. Dies bedeutet einen breiten, sicheren Weg der Vererbung.

Jeder Erwerb eines ausgebildeten Somas, jede Steigerung einer Differenzierung und der Arbeitsteilung, jeder intensivere Gebrauch eines Organs muß auch im Stoffwechsel registriert werden, denn die Aufnahme und der Stoffumsatz richtet sich stets nach dem Verbrauche. Da nun aber die Keimzelle diesen Stoffverbrauch und -umsatz wahllos registriert, so stellt sie gewissermaßen, namentlich bei oviparen Formen, einen Extrakt des Somas, aller somatischen Zellen dar, und jede geringste Änderung des Gesamtstoffwechsels kommt im neubegründeten Zellenstaate zur Geltung, sobald in der epigenetisch sich ergebenden Bedingungskette das betreffende Glied ersteht, sobald die Formationen des Zellenstaates die Gelegenheit zu einseitiger Differenzierung in bestimmter Richtung ergeben. Dadurch wird dann eine intensivere Zellvermehrung oder eine Steigerung der Differenzierung, eine mächtigere Entwicklung derselben Organe hervorgerufen werden, welche diese Steigerung im Muttertiere zeigten. Diese Registrierung betrifft sowohl das zugeführte wie das revehente Material der Muttertiere. Die Registrierung der Stoffzufuhr zu den Organen ist zweifellos die ältere Form, sie genügt vollauf, um den Erwerb und den Ausbau der großen Organisationen zu ermöglichen und zu sichern. Die Registrierung des revehenten Materials, d. h. der Stoffwechselprodukte, sofern diese nicht als Schlacken des Zellenlebens abgeführt werden, ist zweifellos ein Erwerb der höheren Organisation. Hierbei spielt die innere Secretion eine hervorragende Rolle. Steigerung oder krankhafte Einschränkung der inneren Secretion beeinflußt den gesamten Chemismus und muß daher getreulich auch in der Ei- und in, absolut genommen, geringerem Grade auch in der Samenzelle verzeichnet sein. Fortschritt und Rückgang dieser Art erscheinen erst im Laufe der Epigenese als reaktionäre einseitige Betätigung einzelner unicellulärer Fähigkeiten. Auch die Erscheinungen, welche die innere Secretion der Geschlechtsdrüsen auslösen, die Entstehung der sekundären Geschlechtsmerkmale, sind durchaus epigenetischer Art und betreffen lediglich eine graduelle Steigerung des Teilungswachstums und der anderen jeweils verwendbaren unicellulären und multicellulären Fähigkeiten. Weder Kehlkopf- und Becken- noch Achsel- und Schamhaare bildende Anlage- und formative Substanzen werden in den Geschlechtsdrüsen produziert — auch nicht im Rohzustande —, sondern es wird die Assimilationsfähigkeit, das Wachstum des Gesamtorganismus erhöht,

welches an den noch besonders ausbaufähigen Organen, die daher intensiver auf diese Steigerung reagieren, in einem letzten, epigenetischen Entwicklungsakte eine weitere Vollendung erreicht.

Im Zyklus der Vererbung spielt also eine einfache Zelle, welche ausschließlich über unicelluläre Veranlagung und Fähigkeiten verfügt, deren einseitige graduelle Steigerung sowohl den Chemismus der integrierenden Komponenten der Zelle wie das aufgestapelte, registrierte und umgearbeitete Rohmaterial betrifft, eine von Soma zu Soma vermittelnde Rolle. Der Stoffwechsel des Muttertieres ist ein zweites Bindeglied, welches bei viviparen Formen eine bedeutsame Dauerrolle spielt. Der väterliche Kern und sein Spermocentrum haben trotz ihrer minimalen Mengen als konzentrierteste und intensiv wirkende Elemente genug Einfluß, um väterliche Eigenart im Laufe der Entwicklung, insbesondere im Entwicklungstempo, der Teilungsfrequenz, aber auch bei allen anderen Wechselbeziehungen mit dem Plasma zur Geltung zu bringen. Nachdem aber diese Reaktionen erst im Laufe der Epigenese erfolgen können, erst ein Zellenstaat die Gelegenheit zu mehr oder weniger intensiver Entfaltung der einen oder der anderen Fähigkeit bieten kann, so ergibt sich, daß man streng genommen nicht von einer Vererbung erworbener Eigenschaften, sondern von einer Vererbung der Disposition zur Wiederholung des Erwerbes von Eigenschaften (Formationen und Differenzierungen) sprechen sollte, die das Werk des Zellenstaates, der Epigenesis ist. Niemals kann aber einer der durch Arbeitsteilung entstandenen Komponenten der Zelle allein die nötigen Dispositionen bedingen, denn alle stehen in innigsten Wechselbeziehungen, in gemeinsamer Arbeit und Abhängigkeit.

Was die Jetztzeit auch bei forcierten Versuchsreihen an Wiederholungserscheinungen der vom Soma erworbenen Eigenschaften darbietet, ist nur ein winziger Ausschnitt, eine letzte minutiöse Etappe eines gewaltigen Vorganges, der sich in Äonen von Jahren abgespielt hat und das Mittel zur Schaffung der Mannigfaltigkeit der Metazoenorganisation geworden ist. Zu einem so bedeutsamen und vielgestaltigen phyletischen Prozesse, dessen letzte Glieder allenthalben die Entwicklung in reicher Variation offenbart, experimentelle Beiträge zu liefern, heißt für den Embryologen Eulen nach Athen tragen. Nichtsdestoweniger ist das auf diesem Wege mühsam Gewonnene ein wertvoller Beitrag für die embryologische Forschung,

von dessen völliger Ausnützung und Verwertung wir aber noch weit entfernt sind. An der Möglichkeit solcher Wiederholung zweifeln, heißt sich fundamentalen Ergebnissen der entwicklungsgeschichtlichen Forschung verschließen. Die Unbeständigkeit, mit welcher individuelle Charaktere vererbt oder, besser gesagt, die Dispositionen zu solchen wiederholt werden, die Labilität jener minutiösen, von der Eizelle registrierten individuellen Veränderungen des Stoffverbrauches weist darauf hin, wie oft die nunmehr beständig gewordenen, in Anpassung an verschiedene Faktoren als Varianten erworbenen Abänderungen wiederholt und gesteigert werden mußten, ehe die Charaktere der Species und Rassen sowie der großen Verzweigungen im Geäste des Metazoenbaumes gefestigt wurden.

Der individuelle Einfluß der beiden Geschlechtszellen als der registrierenden Vertreter der beiden elterlichen Somata spielt bei der Bestimmung des Geschlechtes eine erhebliche und entscheidende Rolle. Eine Keimzelle, ein Zellenstaat mit intensiver Teilungsfähigkeit wird in dem kritischen Momente der epigenetischen Entwicklung, in welchem das Keimepithel und die indifferente Anlage der Geschlechtswege am Scheideweg der sexuellen Differenzierung stehen, leicht jene höhere Teilungsfähigkeit und Zellvermehrung aufbringen, welche die intensivere Entwicklung der männlichen primären Geschlechtscharaktere ermöglicht und erfordert. Auch das gesamte übrige Soma, dessen sexuelle Charaktere sich sozusagen in dieser Hinsicht in den Urkeimzellen widerspiegeln, wird die sekundären Geschlechtsmerkmale in ihrer für das männliche Geschlecht so charakteristischen gesteigerten Intensität schaffen. Geringere Teilungsfähigkeit, die Neigung zu intensiverer assimilatorischer Tätigkeit, zu luxurierender Überernährung wird die charakteristischen Formationen des weiblichen Geschlechtes, vor allem auch hinsichtlich der Zahl der Geschlechtszellen und der in reziprokem Verhältnisse zu ihnen stehenden Dauer und Intensität der Approvisionierung hervorbringen. Diese korrelative Entscheidung kann wohl auch von der Intensität des Spermocentrums oder den insbesondere auch die Teilung beeinflussenden unicellulären Funktionen des väterlichen Kernes beeinflußt werden. Aber auch das weibliche Soma kann die Entscheidung des Geschlechtes in beiderlei Sinne beeinflussen, sofern der Stoffwechsel, welcher bei oviparen Formen bereits registriert ist, bei viviparen Formen im Laufe der Entwicklung sukzessive registriert wird, derart beschaffen ist, daß die Teilungsfrequenz gesteigert erscheint und in jenem kritischen Momente als zwangsläufige Reaktionen

ein intensiverer, die männlichen Charaktere liefernder Ausbau der indifferenten Formation ausgelöst wird. Diese Steigerung oder Entscheidung muß bei viviparen Formen durchaus nicht in der Eizelle schon festgelegt sein, er kann, sofern der Stoffwechsel und dessen Registrierung in dieser Richtung verändert wird, auch noch während der Entwicklung verändert werden, was wohl nur in den selteneren Fällen zutreffen dürfte. Andrerseits können äußere Einflüsse, welche das Weibchen während der Vermehrung der Ureier (Oogonien) und während des Wachstums der Oocyten treffen, die Teilungsfrequenz und damit die in reziprokem Verhältnisse hierzu stehende Approvisionierung beeinflussen, so daß die Zahl der Embryonen und demgemäß auch deren Entwicklungsgrad bei der Ablage, sowie die Beschaffenheit der Hüllen, verändert erscheint.

Die Disposition für den Wiedererwerb von Eigenschaften kann auch durch äußere, das gesamte Soma und mit diesem auch die Geschlechtszellen treffende Einflüsse geschaffen werden. Intensive Belichtung, Erhöhung der Temperatur, veränderter Salzgehalt des Meerwassers, kurzum alles, was den gesamten Körper und dessen Stoffwechsel direkt beeinflußt und verändert, muß auch die Registratur in der Keimzelle verändern. Diese Einwirkung kann so nachhaltig sein, daß sie auch noch bei der nächstfolgenden Generation bemerkbar wird, obgleich die zweite Generation wieder unter geänderter bzw. bei künstlichen Veränderungen unter der normalen Lebensbedingung steht. Die Teilungsintensität (Teilungsfrequenz, Entwicklungstempo) vermag in dieser Hinsicht allein bereits ganz gewaltige, sich im Laufe der epigenetisch sich ergebende Komplikationen, lawinenartig vergrößernde Divergenzen auszulösen, für die feineren in dieser Hinsicht zur Beobachtung gelangten Farben- etc. Reaktionen sind erst noch genauere cytologische, histogenetische und Stoffwechseluntersuchungen als Vorarbeit nötig, ehe das vorläufig nur zu registrierende Beobachtungsmaterial in dieser Hinsicht wissenschaftlich verarbeitet und als wichtiger Triangulierungspunkt für die Ermittlung des normalen Geschehens verwertet werden kann.

Jede Veränderung des Somas ist, soweit sie den Stoffwechsel, den Haushalt des Zellenstaates beeinflußt, imstande, bei der Registrierung dieselbe Disposition für die nächste Generation zu ermöglichen. Auch Verstümmelungen müßten, falls diese Bedingung zutrifft, auf jenem Umwege vererbbar sein. Wenn sie es nicht sind, so ist dies ein Beweis dafür, daß sie den Stoffwechsel des Individuums nicht alteriert haben. Dieser Einfluß könnte nur

dann vollends und prägnant bestehen, wenn es gelänge, sämtliche Leistungen einer der unicellulären Fähigkeiten, z. B. die Schalenbildungen, Kalkskelete, gewisse Abscheidungen des Ectoderms vollkommen zu exstirpieren und dann einen Ersatz unmöglich zu machen. Dadurch müßte der Stoffwechsel derart verändert werden, daß das Rohmaterial zu diesen Differenzierungen in geringem Maße und schließlich gar nicht mehr aufgenommen und umgearbeitet, registriert wird. Wenn dies in mehreren Generationen fortgesetzt würde, dann müßte sich wohl auch eine Sicherung dieser Einschränkung erzielen lassen. Dasselbe wäre vielleicht der Fall, wenn es gelänge, Organe mit einer spezifischen inneren Secretion, deren Ausfall den Stoffwechsel einschneidend verändert, in mehreren Generationen zu entfernen. Es würden dann die betreffenden Differenzierungsweisen ausbleiben. Auch in all diesen Fällen werden eigentlich nicht die Verstümmelungen, sondern nur die Disposition zur Einschränkung der normalen Vollentwicklung vererbt. So wie es niemals Keimblätter- und organbildende Substanzen gab und geben wird, weil die Epigenesis im Vergleiche zur Prävalenz so immens überwiegt, so können auch nicht besondere Veränderungen dieser Art als solche vererbt werden.

Die in der Phylogenese allmählich erworbenen Einschränkungen gewisser Formationen, oder richtiger der Bedingungen zu deren Ausbau, die zur Bildung der rudimentären Organe geführt hat, ging in unzähligen Generationen, in unermeßlichen Zeiträumen unter dem Zwange der funktionellen Anpassung vor sich. Diese Bedingungen wurden für die eine, ältere Formation in dem Maße eingeschränkt, als sie für die mit ihr konkurrierende und funktionell an ihre Stelle tretenden Formation (oder auch ohne direkten Ersatz beim Ausfall gewisser Funktionen) gesteigert wurden, was manchmal bis zur völligen Unterdrückung und Ausschaltung der Disposition zur Bildung phylogenetisch älterer Formationen führt.

Je weiter die Organisation fortschreitet, je komplizierter, länger und verwickelter der Komplex der inneren Entwicklungsbedingungen wird, je vielseitiger der Einfluß äußerer Entwicklungsbedingungen auf bereits kompliziertere Formationen sich äußert, um so schwieriger erscheint es, das „durch die Vererbung Festgehaltene“ zu analysieren. Durch Vererbung erscheint im allgemeinen dasjenige festgehalten, was unter dem Zwange derselben Bedingungen zustande kommt bzw. wiederholt wird. Das ganze Vererbungsproblem löst

sich in die Frage nach den unicellulären Dispositionen der Keimzelle und der allgemeinen Sukzession der sich epigenetisch ergebenden Bedingungen der einzelnen Entwicklungsakte auf, deren Lösung eine völlige Vertrautheit mit den Erscheinungen des ungestörten Geschehens und dessen Varianten, also eine embryologische Vorbildung zur unerläßlichen (eigentlich doch selbstverständlichen!) Voraussetzung hat. Die Aufstellung von Vererbungsregeln, die Ermittlung dominierender und rezessiver Merkmale kann auch dem Laien überlassen werden. Sofern das Material lexikographisch gut gesichtet wird, ist die Arbeit des Embryologen wesentlich erleichtert, und unter Umständen können schon ohne weiteres in einfacheren Fällen wertvolle kasuistische Beiträge zur Erforschung der Entwicklung gegeben werden. Es handelt sich ja meist um die Entstehung individueller Variationen, wobei wir stets trachten müssen, die Entwicklung „aus sich selbst heraus“ zu verstehen, d. h. als das Werk einer einfachen Keimzelle mit gesteigerten unicellulären Fähigkeiten zu begreifen. Präformation der Werke eines Zellenstaates erscheint ausgeschlossen; die Ermittlung jener minutiösen Prävalenz, welche den individuellen Chemismus charakterisiert, ist die Aufgabe der Forschung. Hierbei sind die ersten Furchungszellen mit Rücksicht auf ihren gesamten und individuellen Chemismus als etwas Gleichartiges zu betrachten, aus dem durch die Epigenesis Ungleichartiges entsteht. Die Phylogenese, in welcher dasselbe Prinzip der Vererbung äonenlang geherrscht hat, ist uns auch hierin die verläßlichste Beraterin. Sie zeigt, wie die mit gesteigerten unicellulären Fähigkeiten und mit prächtigen Reserven ausgestattete Keimzelle der höheren Formen entstanden ist, sie lehrt, wie das Soma zustande kam, welches solche Keimzellen und so überaus günstige Ernährungsbedingungen dem heranwachsenden Zellenstaate bieten konnte. Die immense Steigerung des Teilungswachstum steht immer obenan, denn es ist die Grundbedingung, das wichtigste Betriebskapital (abgesehen von den Erhaltungsfunktionen) für die Ausnützung und Vollendung anderer Fähigkeiten, die nur in großen und größten Zellenstaaten möglich ist. Der Rückblick auf die Vergangenheit lehrt somit, wie aus Einfachem, Gleichartigem das komplizierte Gleichartige der ersten Furchungszellen entstanden ist, aus welchem die Epigenesis in weitgehendster Ausnützung und Steigerung unicellulärer Fähigkeiten kompliziertes Ungleichartiges, komplizierte Organismen geschaffen hat. In dieser Erkenntnis wurzelt das Vererbungsproblem, insbes. die Lehre von der Entstehung und Wiederholung individueller

Varianten, von der Disposition zur Wiederholung erworbener Eigenschaften rezenter Formen, welche einen winzigen Ausschnitt, eine gegenwärtige Phase der Phylogenese repräsentiert. Die Art und Weise, wie durch das Eiwachstum oder durch äußere Ernährungsbedingungen die allgemeine Leistungsfähigkeit und Dauerfähigkeit, das Teilungswachstum erhöht und dadurch die Sukzession und Komplikation der epigenetisch sich ergebenden Bedingungskette gesteigert wird, steht immer im Vordergrunde des Problems. Meist handelt es sich ja um die letzten Phasen der Ontogenese, deren oft schwierige Beurteilung die Kenntnis des gesamten, die Erscheinungen beherrschenden ontogenetischen Bedingungskomplexes zur Voraussetzung hat. Ehe wir z. B. wissen, unter welchen Bedingungen die Entstehung und Gliederung einer Extremität oder die Gestaltung (Zähnelung usw.) eines Blattrandes erfolgt, können wir auch nicht die Faktoren erkennen, welche eine Steigerung dieses Prozesses terminalen Wachstums, die Polydactylie oder die dichtere Zähnelung des Blattrandes beherrschen. Solange wir nicht den Einfluß des Gesamtchemismus auf die Färbung der Haare und des Gefieders oder auf die Blütenfarbe kennen, lassen sich auch nicht die Kombinationen solcher Einflüsse verstehen. Die Ontogenie ist noch weit davon entfernt, über letztere Fragen bereits Aufschlüsse zu geben, sie ist viel zu sehr von der Chemie abhängig und hat mit großen Schwierigkeiten zu kämpfen. Das eine wissen wir aber, daß dieser Chemismus oder diese Steigerung oder Abschwächung der Wachstumserscheinungen das Gemeingut des ganzen jungen Zellenstaates sein müsse, daß gar kein zwingender Grund vorliegt, in den Keimzellen oder im jungen Zellenstaate eine spezifische Prälokalisation und formative Determination anzunehmen und damit das Vererbungsproblem künstlich in chaotischer Weise zu komplizieren. Die betreffenden individuellen Varianten sind das Werk einer Epigenesis, die aus Gleichartigem Ungleichartiges schafft, indem im jungen Zellenstaate nur diejenigen Komplexe in die Lage kommen als Funktion der Gelegenheit die betreffenden unicellulären, individuell gesteigerten Eigenschaften zu entfalten, die betreffende Variationen erzeugen, während in anderen bei demselben Chemismus diese Eigenschaft latent bleibt. Die Verwendung und Differenzierung erfolgt per exclusionem des Unpassenden und Unverwendbaren, und dieser Zwang macht als ein Werk der Epigenesis die Annahme einer Prälokalisation überflüssig. So wie die Situation, welche diese Entscheidung bringt, das Werk der Epigenesis ist, so wird auch der Vorgang selbst, die

situationelle, funktionelle Auslese, Anpassung und Steigerung durch die sich epigenetisch ergebenden Bedingungen beherrscht. Daran, daß jede Zelle des jungen Zellenstaates, an die betreffende Stelle gebracht, selbst oder durch ihre Abkömmlinge die betreffenden individuellen Variationen hervorbringen, zur selben Differenzierung gezwungen werden kann, ist nicht zu zweifeln. Diese Errungenschaft der embryologischen Forschung, welche — wie schon das Studium der Bedingungen, unter denen Miß- und Doppelbildungen entstehen, ergibt — eine gewisse Gleichartigkeit des indifferenten Materials mit minimalen graduellen Prävalenzen und lediglich quantitativen Unterschieden in der Kombination der einzelnen chemischen Komponenten voraussetzt, bedeutet auch für das Vererbungsproblem bereits eine wesentliche Vereinfachung, weil sie verhindert, daß die Keimzellen in ganz unnatürlicher Weise mit organbildenden Substanzen und deren individuellen Variationen geschwängert werden, und derartige Denkmöglichkeiten und Annahmen schon von vornherein ausschließt. Jene wichtigen Triangulierungspunkte ergeben, daß über die Verwendung des Zellenmaterials erst im letzten Augenblick entschieden wird, daß nichts von langer Hand vorbereitet ist, nicht ein erdrückender Ballast von Determinanten mitgeführt wird. An den indifferenten, sowohl dem paraxialen Mesoderm wie der Neuralleiste entstammenden (neurogenen) freien Mesodermzellen, die bei innigstem Verwandtschaftsverhältnisse die verschiedensten Differenzierungen knapp nebeineinander leisten, lassen sich jene die Epigenesis bevormundenden und ausschaltenden Theorien wohl am besten ad absurdum führen. Und eine einfache Medianschnürung im Blastula- oder Gastrulastadium genügt, daß später die Abkömmlinge ganz anderer Zellen dieselben Leistungen vollbringen! An das Heinzelmännchenspiel des Reserve-Idioplassons kann doch kein formaler Analytiker glauben, durch solche graue Theorien wird ja nur die Erklärung auf die lange Bank geschoben und durch Umschreibung auf die Erklärung verzichtet. Die Steigerung cellulärer Fähigkeiten, die individuelle Variation des Gesamtchemismus der Keimzelle und nicht die Belastung einzelner Teile mit Spezifika und Vererbungssubstanzen ist auch die Forderung des biogenetischen Grundgesetzes. Damit erscheint das Vererbungsproblem auf seine natürliche Basis gestellt. Die Verfolgung des epigenetischen Werdeganges hat also zu erweisen, wie aus dem individuell Gleichartigen der ersten Elemente des Zellenstaates das individuell Ungleichartige der vollendeten Organisation zustande kommt. Die Verfolgung der ganzen Entwicklung ist hierzu

für die Lösung solcher letzter Fragen unerläßlich, denn nur der allgemeine und umfassende Einblick in die Getriebe der Entwicklung, die Erkenntnis der Gewalt der Epigenesis, der Herrschaft innerer und äußerer Entwicklungsbedingungen vermag vor mosaiktheoretischen und evolutionistischen Spekulationen zu bewahren, die einem Verzichte auf die Erklärung gleichkommen.

Die Anschauung von der Scheidung und vollkommenen Trennung des somatischen und des Keimplasmas, die Unterscheidung einer in der Keimzelle untergebrachten Erbmasse und Vererbungssubstanz, die neben oder in den essentiellen Zellbestandteilen liegen, diese bei ihren Leistungen dirigieren sollen, führt zu falschen Vorstellungen. Der Zellenstaat hat eine republikanische Verfassung. Der formale Analytiker hat nie Veranlassung jenen Ausdruck zu gebrauchen. Es gibt nur ein indifferentes, zu allen unicellulären Leistungen gleich oder mit verschiedenartiger — auch lokaler — Steigerung befähigtes Zellenmaterial und ein bereits differenziertes, einseitig beanspruchtes und verbrauchtes Plasma. Keine Differenzierung kann, sofern die Zelle dauer- und teilungsfähig erhalten wird, das gesamte Plasma beanspruchen, immer muß ein Rest indifferenten Plasmas als eine indifferente, die allgemeinen Funktionen des Zellenlebens, den Betrieb des Zellenhaushaltes besorgende Konstante erhalten bleiben. Kann eine Differenzierung rückgängig gemacht, solche Produkte aufgelöst, die Einseitigkeit der Differenzierung aufgehoben werden und das restierende indifferente Plasma an den Stoffwechsel angeschlossen, wahllos denselben registrieren, dann ist einer solchen Zelle wie der Keimzelle die Fähigkeit, einen neuen Zellenstaat mit indifferenter Ausgangssituation und allmählicher Arbeitsteilung zu begründen, eröffnet. Auf diese Weise können, wie bereits oben bemerkt wurde, schon differenzierte Muskelzellen von *Moniezia* (Child) indifferenziert und nach Auflösung der Fibrillen zu Spermatogonien werden. Würden diese indifferent bleiben, so könnten sie zweifellos einen, wenn auch beengten Entwicklungsgang einschlagen, einen Zellenstaat begründen. Sie brächten es wohl mangels einer Approvisionierung nur zur Bildung einer Blastula, denn sie sind im freien Kampfe ums Dasein zu wenig gestählt und wären wohl auf die primäre Sicherung der Deszendenz angewiesen, um sich fortzupflanzen. Immerhin wären so bescheidene Erfolge der Indifferenzierung historische Dokumente von großem Werte. Kämen solche Zellen in die Lage, am Mutterorganismus zu schmarotzen, dessen Stoffverbrauch längere Zeit zu registrieren, dann wären die ehemaligen Muskelzellen wohl befähigt, ein neues Soma

aufzubauen, d. h. die nach ihrer Isolierung sich epigenetisch ergebende Bedingungskette zu verlängern. Bei den Erscheinungen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, der Regeneration und, wie bereits oben erwähnt, der Entstehung der Geschwülste bietet eine ganz ähnliche Einschränkung und Aufhebung der einseitig ausgelösten Steigerung unicellulärer Funktionen oder eine durch andere Faktoren bedingte Indifferenzierung gleichfalls die Grundlage zu erneuertem Wachstum, welches bei Geschwülsten meist geradezu wütet. Wenn aber durch eine Verletzung ein Zellenkomplex funktionsunfähig geworden ist und seine Differenzierung rückgängig gemacht, die ursprüngliche und volle Indifferenz wieder hergestellt wird und schon aus diesem Grunde am sonst nicht spezifisch beschäftigten Material unter neuen, epigenetisch entstandenen Bedingungen intensiveres Teilungswachstum einsetzen kann, so erfolgt die Formbildung und Differenzierung des so geschaffenen Komplexes unter dem Zwange derselben epigenetischen Bedingungen und Funktionen der Gelegenheit und Verwendbarkeit, wie es diejenigen waren, unter denen der entfernte Körperteil sich entwickelt hat, als das Vollindividuum entstand. In solchen Fällen erscheint somit der indifferente Grundstock, den jede nicht allzu einseitig — dann meist unter Verzicht auf die Teilungs- und Dauerfähigkeit — differenzierte Gewebszelle besitzt, wieder erheblich vergrößert. Es liegt jedoch keine Veranlassung vor, diesen indifferenten Grundstock des Zellenmaterials als Keimplasson oder als Reserve-Idioplasson zu bezeichnen, ihn in scharfen Gegensatz zu einem vermeintlichen somatischen Plasma zu stellen. Noch niemand hat an Jugendformen der Protozoen ein Keimplasma unterschieden, kein Histologe hält indifferente Zellen für keimplasmareicher als hochspezialisierte. Was man Keimplasma nannte, bildet einen integrierenden Teil des Plasmas einer Einzelzelle, der volle unicelluläre Leistungsfähigkeit besitzt.

Alles, was nun die Eizelle aufgespeichert, könnte sie auch als Einzelzelle verbrauchen. Ihre Lebensfähigkeit ist durch Mästung erheblich beeinträchtigt worden. Ihre kuglige Gestalt bietet ihr die denkbar kleinste und auf die Dauer vollkommen ungenügende respirierende Oberfläche dar. Nur durch rasche Teilung, durch intensive Vermehrung des als Oxydationszentrum wirkenden Kernes kann sie sich die Existenz sichern. Gelänge es aber die Oxydations- und andere lebenswichtige Prozesse künstlich zu steigern, die überreife Eizelle als solche am Leben zu erhalten, ohne daß sie sich teilt, so daß sie als Einzelzelle (Dauerkeimzelle) alle die

Früchte, die sie während der Wachstumsperiode gezeitigt, selbst verzehren könnte, und insofern unabhängig von der Umgebung wird, dann würden wir sehen, wie alle die Reserven abgebaut und aufgebraucht werden, wie die Eizelle, die bestenfalls Wimpern und Vacuolen erzeugen kann, immer kleiner und kleiner wird, um schließlich als einfache Zelle zu enden, die von jedem hochstehenden Protozoon (z. B. *Vorticella*, *Stentor*) weit überragt wird. Die Evolutionisten würden dann mit Erstaunen sehen, wie alle die mystischen Plassonten, „Anlagesubstanzen" und die übrigen „keimblätter- und organbildenden" und formativen Stoffe, mit denen sie die Eizelle bedenken, sozusagen im Magen einer Einzelzelle verschwinden, die sich mit konzentrierten mannigfachen Komponenten des Stoffwechsels eines Zellenstaates beladen hat.

Betrachten wir den Kannibalismus, welcher im Uterus eines trächtigen Alpensalamanders stattfindet. Von 20—25 vollreifen Eiern, welche beiderzeits in den Uterus eintreten, wird nur je eines der untersten, ältesten befruchtet und entwickelt sich voll, während die übrigen unbefruchtet bleiben oder nur ganz vereinzelt eine kurzdauernde abortive Entwicklung beginnen. Die dominierende Keimzelle bildet eine elastische Eihaut aus, der perivitelline Spalt wird durch Flüssigkeitsabscheidung enorm vergrößert, bietet dem inmitten der andrängenden Eier heranwachsenden Embryo eine prächtige Taucherglocke, in welcher derselbe bereits Kiemen entwickelt, ehe die Eihülle platzt. Inzwischen haben die übrigen Eier ihre Zellnatur eingebüßt, ihr Zellenleben beendigt und erscheinen zu einem Ei- oder Dotterbrei umgewandelt, in welchen die junge Larve nach dem Platzen der Eihülle eintritt. Zuerst dienen die Kiemen außer dem Gaswechsel auch zur Nahrungsaufnahme, dann, wenn der Mund durchgebrochen ist, setzen energische Schluckbewegungen ein, und die Larve verzehrt nun buchstäblich die übrigen Eier restlos. Die Larve ernährt sich fast ausschließlich von diesem Eibrei. Das Studium der Lebensbedingungen lehrt, daß sich *Salamandra atra* ganz der geringen Feuchtigkeit, dem Mangel an stehendem Wasser im Hochgebirge, in welchem das Niederschlagswasser rasch bergab fließt, angepaßt hat; finden wir doch im Hochsommer die Weibchen meist unter großen Steinen, Baumstrünken und dgl., woselbst sie wochenlang verweilen und erst bei andauerndem Regen — meist viel später als die Männchen — frühmorgens zögernd hervorkommen. Die Bodenfeuchtigkeit, der Tau und versickernde Niederschläge sowie die animalische Nahrung sind in Trockenperioden ihre spärlichen

Wasserquellen. So hat sich ihre Körperkonstitution an eine weitgehende Wasserökonomie angepaßt, und dadurch wird auch das Eiwachstum beeinflußt. Die Eier sind sicherlich relativ — namentlich im Vergleiche mit denen von *Salamandra maculosa* — wasserarm, was offenbar die Befruchtungsfähigkeit und den Teilungsmechanismus beeinträchtigt. So wie wir in trockenen Sommern an den Früchten eines Baumes, an den Trauben und Dolden neben vielen zurückgebliebenen nur wenig zur vollen Reife gelangte Einzelfrüchte sehen, die unter etwas günstigeren Verhältnissen, die übrigen benachteiligend, heranwuchsen, so ist Ähnliches auch an den Ovarien des Alpensalamanders der Fall. Übrigens hat Bataillon auch experimentell erwiesen, daß z. B. bei Petromyzontenkeimen Wasserentzug die Teilung des bereits befruchteten Eies unmöglich macht. 1 % NCl genügt, um einen solchen osmotischen Überdruck der Umgebung zu schaffen, daß das kontraktile Plasmagerüste den eingedickten Inhalt nicht mehr zu bewältigen vermag. Also nur wenig Wasser, und alle Eier von *Salamandra atra* werden befruchtungs- und teilungsfähig gemacht — demnach wäre also bei kurzsichtiger Auffassung der Sachlage Wasser eine „entwicklungserregende" Substanz. Diese erste Folgerung ergibt sich schon daraus, daß Alpensalamander, welche in niedrigeren Regionen leben, bei Wasserreichtum bis zu vier Embryonen liefern, während hochlebende Feuersalamander, die sonst dem Wasserreichtum angepaßt sind und bis zu 70 Larven gebären, eine wesentliche Einschränkung ihrer Fertilität zeigen. Die Wassereinschränkung bedingt also die so weitgehende Abortivität der Eier bei *Salamandra atra*, welche im übrigen vollreif sind. — Kammerer ist es durch zielbewußte Züchtung gelungen, den auf unseren Bergen und Almen lebenden Salamander unter solche Lebensbedingungen zu setzen und zu gewöhnen, daß er seine Brut gleich dem Wassersalamander in einem viel früheren Entwicklungsstadium absetzt und auch der Kannibalismus immer mehr eingeschränkt wird. Mehrere und schließlich theoretisch alle Eier bewahren ihre volle Entwicklungsfähigkeit, welche ihnen nach vollendeter Reifung unter allen Umständen zuzusprechen ist. Die Viviparität wurde also immer mehr eingeschränkt und die Ovoviparität erzwungen. — Der Kannibalismus beim Alpensalamander erinnert an die Vorgänge im Eifollikel der Ascidien. Auch hier hängt es von minutiösen Bedingungen ab, welche der Ureizellen jenen minimalsten Vorsprung gewinnt, der ihre souveräne Stellung erkürt, während die übrigen a priori ebenso wachstumsfähigen Zellen zu Nahrungszuträgern, Follikelzellen

degradiert werden. Bei Ascidien geht dies so weit, daß die innersten Follikelzellen als Testazellen von der Eizelle aufgenommen und resorbiert werden. Auf die weiteren Folgen, welche dieses ganz eigenartige Eiwachstum bedingt, indem es eine oberflächliche Eischicht schafft, deren Abkömmlinge ganz besonders zum Teilungswachstum befähigt sind, während die nach Isolierung der ersten Blastomeren freiliegende Innenseite nicht in solchem Maße befähigt erscheint, soll hier nur nebenbei hingewiesen werden; solche graduelle Unterschiede spielen auch bei den Ctenophoren eine große Rolle. Es hängt also in diesen Fällen eines kannibalischen Eiwachstums oder einer kannibalischen Entwicklung nur von minutiösen Bedingungsänderungen ab, welche Zellen zur Herrschaft gelangen, befruchtet werden und sich teilen können; denn alle Urgeschlechts- und Eizellen sind vor diesem kritischen Momente äquipotent. — Ehe nun die Salamanderlarve in die Lage kommt, sich vom Brei der übrigen Eizellen zu ernähren, hat sie aber bereits ihre Organisation schon sehr weit ausgebaut und ist gleich einer *Triton*-Larve desselben Stadiums bereits voll funktions- und lebensfähig. Wenn nun jener Eibrei von 20 oder 25 Exemplaren Plassonten für das Rechts und Links, für das Vorn und Hinten, Mesoplasma, Entoplasma, Chordoplasma, Skeletchromosomen, formative Substanzen für alle Organe, Vererbungssubstanzen für den individuellen letzten Ausbau der Organisation und andere ultramikroskopische Spezifika aller Art enthalten soll, dann kommt dieses Chaos zum Teil wohl post festum, denn jene Formationen und Entwicklungsakte, deren klägliche Gängelbänder sie sein sollen, sind doch schon längst gebildet und abgelaufen, oder sollten sie für die nächste Generation im Keimplasma aufbewahrt werden? Und dennoch wird alles restlos aufgezehrt. Was soll nun mit den bereits überholten Anlagesubstanzen geschehen, soll ihre ultramikroskopische Struktur umgewandelt werden, eine Umdifferenzierung stattfinden, oder sind sie vielleicht unbrauchbar und werden dann später entleert, oder sind nur die gewaltigen Reserve-Idioplassonten verwendbar? Kein Naturforscher hat bisher beim Verzehren einer Eierspeise daran gedacht, daß er nun Keimblätter, Leber, Lunge, Damm usw. bildende Anlagespezifika zu sich nehme, sondern daß er das von einer Zelle aufgespeicherte Rohmaterial gewinnt, welches seine Darmzellen ebenso zu verarbeiten und nutzbar zu machen haben wie das Protoplasma und der Kern der Elemente des jungen Zellenstaates. Aus dem verdauten und der Allgemeinheit zugänglich gemachten Rohmaterial

nehmen dann die einzelnen Zellen des jungen Organismus dasjenige auf, was sie jeweils in Funktion der Gelegenheit bei der funktionellen Auslese und Anpassung brauchen können, und überlassen das übrige anderen Zellen. Das Plasma kann nur über celluläre Leistungen verfügen. Im Rahmen dieser cellulären Leistungsfähigkeit müssen sich auch alle Unterschiede zwischen den Keimzellen der verschiedenen Formen abspielen. Demjenigen, der laienhaft frägt, warum aus einer Keimzelle des Frosches kein Säugetier wird, geben wir fürs erste zu bedenken, daß ein jugendlicher Arbeiter bei der Aufbesserung seiner Kost (quantitativ und hinsichtlich der Konzentration und Kombination der Komponenten) sowie unter günstigen Atmungs- und Temperaturverhältnissen viel mehr und in epigenetischer Vervollkommnung ganz anderes leisten wird als ein Arbeiter bei karger, schwer verdaulicher, nur langsam abbaufähiger Kost, bei niedriger Temperatur und unter relativ ungünstigen Atmungsverhältnissen.

Bis zum Beweise des Gegenteils müssen wir also auf Grund historischer Momente sowie der Kenntnis des Eiwachstums und der vor Beginn der Furchung sich abspielenden Veränderungen daran festhalten, daß jeder Eiplasmateil von der Größe der Blastulazellen und von allem enthalte, was die Eizelle bei der Registrierung des mütterlichen Stoffverkehrs aufgespeichert hat, daß ferner jedes Kernsegment auch den übrigen gleiche. Nur die quantitativen Verhältnisse bei der Kombination der einzelnen, gelösten, flüssigen, kolloiden und korpuskulären Komponenten des Eiplasmas, also deren prozentuale Zusammensetzungen in einzelnen Eiabschnitten mögen verschiedene sein und zunächst Wachstumsdifferenzen schaffen. Mit dieser durchaus ökonomischen und wohlbegründeten Annahme muß bei der Aufklärung des epigenetischen Charakters der Formentwicklung das Auslangen gefunden werden. Es müssen die Brücken abgebrochen werden, welche zum bequemen Rückzug unter das behagliche Dach der Mosaiktheorie, der morphoplasmatischen Stoffe, der formativen organbildenden Substanzen verleiten. Genaueste Formanalyse ist unumgänglich notwendig, sie allein bedeutet den breiten gesicherten Weg der Forschung. Die bereits oben diskutierte His'sche Annahme von einer Verteilung organbildender Keimbezirke am unbefruchteten Vogelei ist geradezu eine Absurdität zu nennen. Auch am befruchteten Ei kann davon keine Rede sein. Wenn man bedenkt, daß am Beginne des Gastrulastadiums kaum ein Dutzend Zellen die sämtlichen Derivate der dorsalen Urdarmwand,

alle die axialen und paraxialen Formationen des gesamten Körpers liefern und ein gleich winziger Abschnitt der Subgerminalschicht vikarierend eintritt und alle entodermalen Formationen von der Rachenhaut bis zum Ductus omphaloentericus liefert, wie sollen dann Nacken, Darm, Leber und Lungen bildende Keimbezirke vorhanden sein? Die rückläufige Verfolgung und die Retroprojektion der Organentwicklung muß sich in Anbetracht der allmählichen Verdichtung des Komplexes der epigenetischen Bedingungen in gewissen Schranken halten. Es lassen sich unmöglich alle Etappen mit Überspringung gewaltiger Perioden im einzelnen auf die Keimzellen beziehen. His ließ Dursy's exakte Ermittlungen unberücksichtigt und hat durch die Aufstellung der Konkreszenztheorie ganz irrige und unhaltbare Vorstellungen von der phyletischen und ontogenetischen Entstehung unserer Körperform erweckt. Die Verfolgung der Organentwicklung kann, wie auch das Beispiel der Schilddrüsen und Leberentwicklung gezeigt hat, erst von gewissen Stadien an aufgenommen werden, in welchen sich die Bedingungen hierzu epigenetisch ergeben. Die weitere Zurückverfolgung führt alsbald auf eine Zelle des Millionenstaates der Keimscheibe. Was soll damit gewonnen sein, wenn dieser die Anlagen für alle möglichen Formationen zugemutet werden? Die Erkenntnis der epigenetischen Faktoren läßt solche mystische Spekulationen, welche Haeckel schon vor vielen Jahren treffend verurteilt hat, vollkommen absurd erscheinen.

Wir verweisen nochmals auf die markanten Beispiele aus der Reihe der Wirbellosen, welche die Nematoden darbieten, deren Keime, infolge des eigenartigen Eiwachstums, eine derartige Anordnung ihres Plasmagefüges gewonnen haben, daß mehrere Latitudinalteilungen senkrecht zur Ei- (bzw. Rhachis-)achse einander folgen. Dazu kommt, daß die Keimzelle in Betätigung einer ihrer wenigen Fähigkeiten schon frühzeitig eine derbe beengende Hülle ausscheidet. Diese beiden mechanischen Faktoren beeinflussen nun jeden Teilungs- und Entwicklungsschritt in so zwangsläufig bestimmter Weise, daß die gesamte Keimblätterbildung und insbesondere auch die Entstehung der Keimbahn in allen ihren Phasen geradezu grobmechanisch erklärt werden kann. Jede Etappe der Entwicklung ist physikalisch ein Problem für sich. Jede teilungskräftige gut versorgte Zelle müßte unter jenen beiden Bedingungen zwangsläufig dieselbe Enterozoenform mit denselben mesodermalen Formationen zuwege bringen. Andrerseits zeigen die einzelnen Vertreter der Nematoden im Verlaufe des Ringens der Blastomeren ganz

minutiöse Unterschiede in der Teilungsfrequenz, welche durch lediglich quantitative graduelle, aber minimalste Differenzen in den Keimzellen hervorgerufen werden können und die weitere Verwendung des Zellenmaterials in einschneidender Weise beeinflussen. Von minutiösesten, sich durchaus epigenetisch ergebenden Bedingungen, die wir leider nicht ändern können, hängt es ab, ob ein neostomales oder neoproctales Enterozoon entsteht, ob eine Zellengeneration äußere Haut oder Mesoderm liefert. Eine einzige frühzeitigere Teilung — was doch unmöglich schon in der Keimzelle im einzelnen bestimmt sein kann — verändert in eingreifendster Weise die ganze Gruppierung und Vermehrung des Zellenmaterials. Könnten wir, so wie es die formale Analyse des ungestörten Geschehens vorschreibt, zugreifen, dann läge es in allen entscheidenden Entwicklungsphasen ganz in unserer Hand, über die Formbildung und die Verwendung des Materials zu verfügen. Nicht minder prägnant sind die Fortschritte der funktionellen Auslese und Steigerung der unicellulären Fähigkeiten an den einzelnen Zellenverbänden des jungen Staates zu verfolgen. Zu solch einfachem epigenetischem Schaffen sind doch wahrhaftig keine Gängelbänder organbildender Substanzen nötig! Protozoen zeigen dasselbe Repertoir an Fähigkeiten in einer einzigen Zelle vereint, und niemand hat bisher von organbildenden Stoffen in einer Infusorienzelle gesprochen. So läßt sich also die Organisation hinsichtlich der Formgestaltung und Differenzierung des Nematodenkörpers in den Grundzügen vollkommen als das Werk der Epigenese, des Zwanges der sich sukzessive ergebenden Entwicklungsbedingungen aus einer ganz bescheidenen Ausgangssituation, die von hochstehenden Protozoen in den Schatten gestellt wird, verstehen. Die Approvisionierung unter jener eigenartigen Modifikation, die Fähigkeit, sich im Verbande zu teilen und die Steigerung der Fähigkeit, Cuticularbildungen auszuscheiden, wozu das Rohmaterial von der Keimzelle bei der Registrierung des mütterlichen Verbrauches gebildet und deponiert wurde — sind das Erbe der Vergangenheit. Graduelle Unterschiede in diesem Komplex genügen vollkommen, um die Unterschiede der Individuen und Species herbeizuführen.

Besonders interessante Beiträge zur Entwicklungsphysiologie liefern, sowohl hinsichtlich der epigenetischen Formbildung wie der Differenzierungsweise, abgesehen von den Ctenophoren, Rotatorien und anderen primitiven Formen, Wirbellose, deren Keimzellen den Spiraltypus der Furchung und neben Polarität auch eine geringgradige, lediglich durch quantitative Unterschiede in der Ver-

teilung und Konzentration der Nahrungsreserven hervorgerufene Bilateralität zeigen. Diese Besonderheiten sind in der Keimzelle oft kaum sichtbar, die Art des Eiwachstums und die Reaktionen während der Furchung lassen sie aber stets erschließen. Es zeigt sich nun, daß solche Varianten des Eiwachstums direkt schöpferisch wirken können, indem sie eine ganz neue Gruppierung des Zellenmaterials, eine frühzeitige Entstehung und Sonderung einzelner Komplexe einleiten und so der Entwicklung ganz neue Bahnen eröffnen, welche dann bei der Auslese und Anpassung der Zellfunktionen zu gewaltigen Divergenzen führen. Die auf solche Weise entstehende Hegemonie des sogenannten D-Quadranten des vierzelligen Keimes der Mollusken und Anneliden und die daraus entspringende Entstehung von Urmesodermzellen und des neoproctalen Enterozoons, dessen Urmund nicht zum After, sondern zur Mundöffnung wird oder zu keiner von beiden Öffnungen in Beziehung steht, sind solche Erscheinungen. Wir würden nun die Entwicklung in ein Zerrbild verwandeln und auf die Lösung der sich darbietenden Probleme der Epigenesis verzichten, wenn der Versuch gemacht würde, auf dem ungeheuerlichen Umwege der organbildenden Substanzen solche grobmechanischen Reaktionen der Furchung und Keimblätterbildung auf minutiöse, an sich aber in ziemlich grober Weise die Teilungen der daraus hervorgehenden Zellenkomplexe beeinflussende Veränderungen zu erklären. Nie und nimmer kann in der Keimzelle die Ursache für eine Gruppierung und nachfolgende Differenzierungsweise eines Zellenkomplexes, z. B. des Mesoderms, etwa in Form eines spezifizierten und lokalisierten Mesoplasmas oder der Mesodermpartikel C. Rabl's vorher bestimmt sein, dies ist das Werk der Epigenesis. Die polar-bilateral gebaute Keimzelle kann die Teilungsfrequenz in den einzelnen Quadranten beeinflussen, Wachstumsdifferenzen schaffen, ein Ringen einleiten, hierzu sind aber keine Spezifika für die Keimblätter und Organbildungen, sondern manchmal nur eine minimalste Veränderung in der Verteilung in seinen einzelnen Komponenten qualitativ desselben Materials nötig. Die Keimblätterbildung und die folgenden Formationen werden alle mit denselben Mitteln des Teilungswachstums hervorgebracht, welches bereits durch ein Mehr oder Weniger der Approvisionierung, der Ansammlung korpuskulärer, gelöster und flüssiger Substanzen sowie ebensolcher gradueller Unterschiede in der Menge, der Kontraktilität und Assimilationstüchtigkeit des Protoplasma verändert wird. Auch inäquale Teilungen des Centrosomas sind zu berücksichtigen. Das bisher arg vernachlässigte Studium des Eiwachs-

tums klärt bereits so manches auf, denn die Keimzelle darf nicht als etwas Gegebenes behandelt und dem Experimente überantwortet werden, sondern sie muß stets als etwas Gewordenes betrachtet und erforscht werden.

Die Art der Furchung ist stets die erste Reaktion auf die beim Eiwachstum sich ergebenden Begleiterscheinungen. Sie wird von der Art des Eiwachstums bestimmt. Direkt vererbt wird nur jene bescheidene Ausgangssituation, die ganz und gar im Rahmen des Unicellulären liegt und erst dann zur Geltung kommt, wenn Teilung im Verbande einen Zellenstaat liefert. An Einzelligen würde sie weiterhin vollkommen latent bleiben oder nur unscheinbare Variationen bedingen. Alle diese Erscheinungen des Eiwachstums sind wiederum Reaktionen auf den Bau der Keimstätten und Geschlechtswege, auf die letzten epigenetischen Akte im Muttertiere, bei welchen die Registrierung des mütterlichen Stoffverkehrs eine große Rolle spielt. Der Kreis wird dadurch geschlossen, daß die so gewonnene Eigenart alle die unzähligen Phasen des Ringens und der Differenzierungen beeinflußt und schließlich dieselbe Konstitution im allgemeinen und der Keimstätten im besonderen schafft. Diese im Eiwachstum zum bündigen Ausdrucke kommende Eigenart, welche dann in der Entwicklung in die intimsten Reaktionen aufgelöst wird, kann nach Art der Mutationen sprunghaft zustande kommen, ganz neue Situationen der Entwicklung eröffnen. Vererbt wird also jene besondere Disposition zu eigenartigem Eiwachstum, welches von so vielen äußeren und inneren Bedingungen abhängig ist. Hier müssen die Hebel der Forschung angelegt werden, hier liegen die Wurzeln des Vererbungsproblems. Die Reaktionen, welche dann bei der Ausübung unicellulärer Fähigkeiten, vor allem des Teilungswachstums, sowie bei der situationellen und der funktionellen Auslese und Anpassung der Bereitschaft zur Differenzierung sich ergeben, stehen in zweiter Linie, sie erfolgen in strenger Abhängigkeit von der beim Wachstum der Geschlechtszellen wiederauftretenden Beeinflussung des Zellenhaushaltes der Keimzellen. Daß diese Begleit- und Folgeerscheinungen die bei diesen, vor allem einen Vertreter der Species schaffenden Vorgängen einherlaufen und ihnen eine so mächtige individuelle Note erteilen, so wirkungsvoll sind, ist in erster Linie der Fähigkeit der Teilung im Verbande oder den dies sichernden Bedingungen zuzuschreiben. Die geringsten Änderungen in der langen Kette der bereits bestehenden und der sich epigenetisch ergebenden Bedingungen werden ganz andere Reaktionen zur Folge

haben, deren Mannigfaltigkeit die reiche Verästelung des Metazoenbaumes bedingt.

Das Eiwachstum hat in der Phylogenese, bei der Schaffung neuer Mannigfaltigkeit zweifellos eine viel bedeutendere Rolle gespielt als die Spermatogenese, denn dem Eiwachstum bietet sich viel mehr Gelegenheit zur Variatiou und zu sprunghaften Veränderungen, den Mutationen. Es kann die vom mütterlichen Organismus erworbenen Veränderungen im Stoffwechsel viel getreuer, intimer und nachhaltiger registrieren, als es die Spermatogenese nach Einschränkung des Dottererwerbes, der noch bei Nematoden besteht (Glanzkörper), vermag. Das Spermatozoen ist das befruchtende Element, sein Spermozentrum steht stets im Vordergrunde. Bei der Eizelle jedoch ist es die eigenartige Note des Roh- und Nährmaterials und des dieselbe schaffenden Zellhaushaltes, welche die Besonderheit der Entwicklung in so nachhaltiger Weise vermittelt. Das Spermatozoon kann wohl in unzähligen kleinlichen, sich in Generationen summierenden, individuellen Zügen Veränderungen herbeiführen; die großen, für die Phylogenese und ihr rasches Fortschreiten bedeutsamen Varianten werden jedoch durch das Eiwachstum, die Bildung der Eihüllen und aller, vom mütterlichen Soma bestimmten, in der Ontogenese so wirksamen Veränderungen der Entwicklungsbedingungen zuwege gebracht und gesichert.

Die angeführten Beispiele mögen genügen, um darzutun, wie als richtungslose und ziellose Begleiterscheinungen und Varianten des Eiwachstums erworbene, lediglich graduelle Veränderungen in der Verteilung der Nahrungsreserven, die nur in einem Mehr oder Weniger nach dieser oder jener Richtung bestehen, in der Architektonik des Zellenstaates, indem sie an sich minimale Wachstumsdifferenzen schaffen, eine führende Rolle spielen können. Unter dem Einflusse der sich weiterhin anschließenden, epigenetischen Sukzession der Bedingungskette entstehen bei fortgesetztem Wachstume lawinenartig sich vergrößernde Divergenzen, wenn das Material der Auslese und Anpassung der cellulären Fähigkeiten verfällt. Wiederholt sich das eigenartige Wachstum der Eizelle zwangsläufig immer in derselben epigenetischen Weise, so erscheint dadurch ein bestimmter Entwicklungslauf gesichert. So wird das Eiwachstum zum A und Ω, zu einem Kardinalproblem der Entwicklung. Dies gilt für Hoch und Nieder.

Der polar-bilaterale Eibau — eine der einfachsten Begleiterscheinungen des Eiwachstums — stellt sich auch bei den

winzigen, ganz oder nahezu dotterfreien Eiern der Placentalier, bei so hochgradiger Einschränkung des Dottererwerbes ein und hat, wie an anderer Stelle zu zeigen sein wird, ebenso zwangsläufige Reaktionen bei der Gruppierung und dem Teilungswachstum der ersten Zellgenerationen zur Folge wie die durch grobe Dotterverteilung hervorgerufenen regionären Prävalenzen dotterreicher Keime. Die Reaktionen verlaufen bei den Säugetieren viel intimer und nachhaltiger, geben schon in jungen wenigzelligen Keimen große bedeutungsvolle Ausschläge, weil das Zellenmaterial schon von vornherein zu erhöhtem Teilungswachstum befähigt, sozusagen empfindlicher ist, also bei ungleichem Wachstum die Differenzen im Ringen der Zellen viel auffälliger und markanter werden.

Andererseits hat bei den Placentaliern die Einschränkung der Dotterbildung, welche im gleichen Schritte mit dem Erwerb und der Ausbeutung der intrauterinen Ernährung erfolgte, wieder jene bescheidenen Größenverhältnisse der Keimzellen herbeigeführt, wie sie wohl die primitiven, kleinen Zellenstaaten begründenden Ahnenzellen der Metazoen aufgewiesen haben. Durch die Einschränkung der beim Eiwachstum entstehenden Zellprodukte tritt die einfache Zellnatur wieder markanter in den Vordergrund, die Richtungsteilungen verlieren hierbei allerdings, je mehr sie sich der Äqualität nähern, ihre ursprünglichste Bedeutung. In der Keimzelle tritt sozusagen das Laboratorium, die Fabrik in den Vordergrund, je mehr die Depots eingeschränkt werden. Was das Eiwachstum in einer vermittelnden Zwischenträgerrolle nur ganz unvollkommen besorgen konnte, indem es, den mütterlichen Stoffwechsel und Chemismus registrierend, das Rohmaterial aus den Körpersäften erst aufnehmen, umarbeiten, in korpuskuläre, flüssige und gelöste Stoffe umwandeln mußte, um die Reserven in konzentriertester Weise transportfähig zu machen und in den Rahmen einer Zelle einzufügen, wird bei intrauteriner Ernährung sukzessive vom mütterlichen Organismus, von außen aufgenommen, so daß der Parallelismus mit der Entwicklung freischwärmender niederer Formen in dieser Hinsicht deutlicher hervortritt als bei dotterversorgten und nach kurzer Zeit die Embryonalentwicklung beendigenden Keimen. Dann werden die mütterlichen Säfte im Embryo und Fetus genau so verwendet wie im mütterlichen Körper selbst. Nehmen wir für den Embryo Anlagesubstanzen an, dann müssen wir sie auch für das Muttertier zum Ersatze des Verbrauchten annehmen. Das Rohmaterial wird durch Vermittlung des prostomalen Mesoderms, das frühzeitig erstehende Blutgefäßsystem

oder durch die Tätigkeit der Subgerminalschichte (insbesondere bei Nagern) den Keimblättern und dem Embryo nutzbar gemacht, dort aufgenommen und in seinen einzelnen Komponenten verwendet, wo es das Wachstum die Auslese und Anpassung der Zelltätigkeit sowie andere Umstände gestatten. So gewinnt also die Keimzelle durch den Verlust des Dotters entschieden sehr an Ursprünglichkeit; auch Protoplasma und Kern werden bei dieser Einschränkung der Kern-plasmarelation erheblich reduziert, und ein winziges Mäuseei leistet mit viel geringerer Kern- und Protoplasmamenge an feineren Differenzierungen viel mehr als ein meroblastisch sich furchendes Ei, dessen Kern mit der Produktion von Reserven bei erhöhter Beanspruchung in funktioneller Anpassung größer wurde. Der unmittelbare Anschluß an den mütterlichen Nährboden, die dauernde Ausnützbarkeit desselben hat einerseits an Energien und Arbeit gewaltige Ersparnisse, andrerseits eine viel vollkommenere Ausbeutung des Muttertieres gestattet als das Eiwachstum.

In dem ursprünglichen Zustande, mit dem die Keime dieser hochstehenden Formen in die Entwicklung eintreten, gleichen sie einer Fabrik, die aus den kleinsten, bescheidensten Anfängen sich allmählich entwickelt, immer mehr an Ausdehnung gewinnt, sich immer vielseitiger spezialisiert, ihren Betrieb durch Arbeitsteilung vergrößert, so daß sie schließlich imstande ist, intra muros mit Benützung von wenig und einfach gestaltetem Rohmaterial nicht nur die zur Vergrößerung und Spezialisierung nötigen Maschinen selbst anzufertigen, sondern auch das Rohmaterial und alle seine Komponenten voll auszunützen, so daß es fast keine Abfälle von diesem gibt. Je größer der Betrieb wird, um so ökonomischer wird er; die eine Komponente des Rohmaterials wird in diesem, die andere in jenem Abteil der weitspezialisierten und dennoch universellen Idealfabrik verwendet. Schon von allem Anfange an herrscht innigste gegenseitige Abhängigkeit, und auf dem Zusammenwirken beruht die Möglichkeit einer immer weiter gehenden Arbeitsteilung und der Erfolg des ganzen Unternehmens, welches harmonisch gebaute, aus verschiedenen, ganz heterogenen Materialien zusammengesetzte Erzeugnisse liefert. Die Epigenesis hat aus den bescheidenen Anfängen, aus der kleinen beschränkten, aber stets universell arbeitenden Anlage das gewaltige Werk geschaffen. Zuerst wurden mehrere einfach arbeitende und auch Einfaches erzeugende Maschinen geschaffen, Abänderungen in mehrfacher Hinsicht schufen dann Spezialmaschinen, die besonderen Aufgaben genügen konnten und immer leistungsfähiger wurden. Das

einigende Band der Arbeitsteilung kommt in der Zusammenstellung der auf den verschiedenen Maschinen erzeugten Stücke zur einheitlich wirkenden, großen, vielseitigen Maschine zur Geltung.

Das Etablissement arbeitet zunächst nur für sich selbst, sozusagen zum Hausgebrauch; was es durch Arbeitsteilung erreicht, die Verbesserung seiner eigenen Maschinen und Werkzeuge, kommt bei entsprechender Ausnützung des ihr von außen zur Verfügung stehenden Rohmaterials selbst zugute. Je mehr Sonderetablissements mit speziellen Betrieben und Maschinen entstehen, um so mehr hebt sich das Ganze. Wenn wir nun den so vollendeten Komplex mit der kleinen Hütte und den kleinen universellen Werkzeugen und Maschinen der ersten Anlage vergleichen, so tritt genau derselbe Unterschied entgegen wie bei Vergleichen der Urahnenzellen der Metazoen mit der heutigen Metazoenwelt und beim Vergleiche der Keimzelle mit dem vollendeten Soma. Die Epigenesis hat aus Gleichartigem Ungleichartiges geschaffen und der ganze Komplex dieser ungleichartigen Glieder repräsentiert, eine höhere, aber nur graduell verschiedene, durch alle Übergänge ausgeglichene Stufe dessen, was die Ausgangssituation in ihrer bescheidenen Vielseitigkeit darbot. Die geschlossene Vermehrung der Elemente, das einheitliche Zusammenwirken hat so weitgehende Arbeitsteilung und solche Förderung der Universalität im ganzen ermöglicht und bei dieser Universalität noch die besondere Steigerung einzelner Leistungen herbeigeführt. Die in allen Phasen dieses Werdeganges gesicherte gesamte Leistungsfähigkeit hat Sonderleistungen ermöglicht, deren Zahl und Ausführung die Höhe des Produkts bestimmt. Der Fabrikant hat aus bescheidensten Anfängen sein Werk begonnen und günstige Konjunkturen auszunützen verstanden. Er hat Material, an dem andere vorbeigegangen sind, in seinem Betriebe verwertet. —

Die unter Körpertemperatur rasch arbeitenden, teilungskräftigen Keimzellen der Säugetiere und ihre Abkömmlinge nützen den sich ihnen darbietenden, eminenten Nährboden unersättlich aus und damit indirekt auch die Nahrung des Muttertieres, denn der Verbrauch regelt das Angebot. Das anhaltende Teilungswachstum allein ist schon ein Betriebskapital ohnegleichen, ein unschätzbares Erbe der Vergangenheit. Jene Auslese des Materials zeigen pelagische Formen in aller Mannigfaltigkeit, bei intrauteriner Entwicklung besorgt dies das mütterliche Soma.

Wenn die dotterhaltigen Zellen einer Holoblastierlarve alles mögliche Rohmaterial in ihrem Plasma aufgespeichert haben, welches

erst viel später im Zellenstaate voll ausgenützt werden kann, den Teilungsmechanismus beschwert und behindert, so tritt die Ausgestaltung und Vervollkommnung der Fabrik nicht so markant in den Vordergrund wie dann, wenn deren Depot an Rohmaterial gesondert liegt und erst sukzessive abgebaut, verarbeitet und ausgenützt wird. Der Zusammenhang von Angebot und Nachfrage kommt bei den Placentaliern viel deutlicher zum Ausdruck. Die ersten Zellgenerationen brauchen nur wenig; die bescheidene Mitgift, welche das Eiwachstum schafft, reicht völlig hin, auch in den ersten Phasen der intrauterinen Ernährung nützen sie diese nur wenig und ganz einseitig aus. Erst wenn Differenzierungen einsetzen, werden außer den zum gewöhnlichen Haushalt der Zelle sowie zur Kontraktilität, zum Teilungswachstum, zur gesteigerten Assimilation nötigen Materialien auch noch besondere Stoffe verwendet und zwar genau dieselben, welche auch der mütterliche Organismus verbraucht. Bis zu diesem Zeitpunkte sind die gleichartigen Zellen recht bescheidene Elemente. Der Appetit kommt aber mit dem Essen; erst wenn der Zellenstaat größer und vielseitiger wird, wenn der mütterliche Nährboden immer mehr erschlossen wird, wenn die Gelegenheit sich einstellt, werden die Fähigkeiten gesteigert; dann erst gewinnt in epigenetischer Arbeitsteilung die Einzelzelle ein höheres Niveau, indem sie sich spezialisiert, und die Summe dieser Steigerungen bestimmt dann die Wertigkeit des Zellenstaates, des Somas. Die Keimzelle ist jedoch als einfacher Arbeiter in diese Werkstätte eingetreten, durch eigene Arbeit haben ihre Abkömmlinge ihre Leistungsfähigkeit so beträchtlich erhöht.

Kein Großindustrieller, der sich vom einfachen bescheidenen Handwerker zum Millionär emporgearbeitet, seine Fabrik sukzessive vergrößert und ausgestaltet hat, wird die kleine Werkstätte, in der er begonnen, damals als die determinierte Anlage des Etablissements bezeichnet, die zuerst angefertigten Maschinen zu Anlagematerial für die komplizierten Riesenmaschinen des vollendeten Betriebes betrachtet haben. Im Vertrauen auf seine Fähigkeiten als Einzelmensch, ohne zu wissen, was die Zukunft im einzelnen bringen werde, ganz und gar der Epigenesis ergeben, ging er an sein Werk, indem er seine Fähigkeiten ausnützte und seine Leistungen steigerte, immer Neues hinzu erwarb. — Wir mißbrauchen geradezu unsere an älteren Stadien gewonnenen formalanalytischen Erfahrungen, greifen dem epigenetischen Werdegange mit aprioristischen Deutungen vor, wenn wir die Keimzellen oder die jungen Formationen schon als

die diskrete Anlage eines Tieres oder einzelner Organe bezeichnen. Wir verlassen völlig den Boden der Tatsachen, wenn wir gar diese Anlage in micellare, ultramikroskopische Anlagesubstanzen auflösen. Die englische Sprache kennt kein solches, zu so groben Mißdeutungen verleitendes Wort. Die Anlage des Stamm- und Betriebskapitals der Keimzelle ist ihr Repertoire an cellulären Fähigkeiten, mit den graduellen und einseitigen Dispositionen für die intensivere Entfaltung der einen oder anderen derselben und mit den ersten einleitenden und richtunggebenden Dispositionen zu Wachstumsdifferenzen. Dies entspricht der bescheidenen Werkstätte jenes erfolgreichen Arbeiters. Alles andere, die Art und Weise, wie dies ausgenützt und weitergeführt wird, muß sich erst allmählich und epigenetisch ergeben. Wie viel Material muß erst von den Zellen aufgenommen und verarbeitet werden, und wie viel hängt von der Beschaffenheit dieses Rohmaterials ab! Niemals ist eine Gestaltung präformiert und durch Substanzen determiniert, nur Differenzierungen können bereits im allgemeinen determiniert sein, wo und in welchem Grade sie ausgeübt werden, darüber entscheiden ebenfalls sich epigenetisch ergebende Bedingungen. So kann also die von der Keimzelle repräsentierte Anlage mit keiner einzigen Erscheinung, die im Organismus zustande kommt, in unmittelbare, sondern nur in eine ganz entfernt mittelbare Beziehung gebracht werden. Die Ausgangssituation der Keimzelle beherrscht und determiniert nur die ersten Furchungserscheinungen, das Ringen des Teilungsmechanismus mit den aufgestapelten Reserven. Schon die Entstehung der Blastula und gar jene der Gastrula steht mit der Ausgangssituation in weiteren einseitigen Beziehungen. Schon auf diesem kurzen Entwicklungswege könnte alles noch ganz anders werden, ohne daß die Keimzelle verändert würde. So muß also der Kreis dessen, was als Anlage bezeichnet wird, auf das engste eingeschränkt und stets der große Vorbehalt des Eintreffens zahlloser äußerer und innerer, sich epigenetisch ergebender Bedingungen gemacht werden. Die Retroprojektion der Organanlagen darf nie die förderliche Grenze, nämlich die diskret unterscheidbare Formbildung extensiver Mannigfaltigkeit überschreiten. Nur eine bestimmte Situation mit ihren Dispositionen und die nächsten, schon fast unabänderlich eintretenden Sonderbedingungen können als Anlage für das Folgende gelten. Sobald die Bedingungskette größer, länger und verzweigter wird, übersteigt die Retroprojektion die förderliche Grenze. Daß solche Situationen und auch die Keimzellen nicht in

Anlagesubstanzen aufgelöst werden können, ergibt sich von selbst. Die Zellen als Ganzes mit ihren Leistungen und Dispositionen repräsentieren die Anlage, und der Embryologe hat ebensowenig Veranlassung, den Zellbau in ein Chaos von micellaren und ultramikroskopischen Anlagesubstanzen aufzulösen, wie ein Cellularphysiologe, ein Histologe oder ein Protozoenforscher auf solche Grübeleien verfällt, die ins Gebiet der Mosaiktheorie zu verweisen sind und eine Verkennung des Waltens der Epigenesis zur Voraussetzung haben. Unicelluläre Strukturen werden nicht besser verstanden, wenn die Zelle als ein Konglomerat von Anlagesubstanzen betrachtet wird. Die Keimzelle bildet mit ihren unicellulären Prävalenzen und Dispositionen nur das erste Glied einer ins Unermeßliche ausdehnbaren Kette von epigenetisch sich ergebenden Bedingungen der Entwicklung. Sie leitet nur das Ringen der Blastomeren ein, dessen Fortsetzung jedoch die Epigenesis bestimmt. Der determinierende Einfluß der Epigenesis ist daher viel größer als jener der Keimzelle, die hinsichtlich der Gestaltung nur die erste Richtung angibt, hinsichtlich der Differenzierung jedoch weitergehende Einflüsse besitzt. Der nur ganz wenig hinkende Vergleich der Keimzelle mit einem ersten Menschenpaare — wie es gewisse, der Mosaiktheorie an die Seite zu stellende Dogmen voraussetzen — oder mit einem aus einem einfachen Arbeiter sich emporarbeitenden Großindustriellen bietet noch immer die besten Anhaltspunkte, um die Wucht der Epigenesis sowie die Bescheidenheit und Einfachheit der von der Keimzelle vertretenen Potenzen bildlich vor Augen zu führen. Demnach können wir die landläufige Definition der Vererbung, als die Übertragung von Eigenschaften auf dem Wege der Fortpflanzung entwicklungsgeschichtlich enger fassen, indem wir als Vererbung den durch die Fortpflanzung begründeten epigenetischen Wiedererwerb von Eigenschaften und Merkmalen vorhergehenden Generationen bezeichnen.

IV.

Die vortreffliche Approvisionierung, das andauernde Wachstum der Eizellen und die dadurch bedingte Steigerung des Teilungswachstums und seiner Ungleichheit, ferner der Lebensfähigkeit und Dauerfähigkeit (Roux) des jungen Zellenstaates bringen es mit sich, daß kardinale Sonderungen desselben, primitive, ehedem lebenswichtige Organe, die im Freileben langsam im Kampfe ums Dasein in funktioneller Anpassung erworben worden sind, zunächst als in-

differente Zellenkomplexe entstehen. Als Vergleichsobjekt dient hierbei stets die Urdarmbildung freischwärmender Blastulalarven der Cnidarier, die, wie Heider gezeigt hat, im Wasser befindliche Karminpartikelchen am hinteren Pole zusammenwirbeln, wobei hervorzuheben ist, daß unter den günstigeren Stoffwechselbedingungen die Abplattung und Eindellung in funktioneller Abhängigkeit und Anpassung zustandekommt — ein Paradigma aus dem Protozoenreiche ist das Hineinstrudeln von Nahrungspartikelchen in die Mundgrube der Paramaecien, was ebenfalls durch ins Wasser eingerührte Karminpartikel veranschaulicht werden kann — und andererseits die Bildung des funktionslosen Urdarmes der höheren Formen z. B. der Reptilien. Die bei freilebenden Gastrulaformen alsbald einsetzende, besondere funktionelle Anpassung des Urdarmes, die Arbeitsteilung unterbleibt, die Zellen werden nicht einseitig beansprucht, und so kann auch ihr Wachstum rascher vonstatten gehen. Der weiteren Entwicklung ist damit ein viel größeres Feld eröffnet. So entstehen Primitivorgane wie der Urdarm und der Urmund funktionslos. Die beiden Schichten der Gasträa treten so als Keimblätter auf. Aus dem Urmund ist das Prostoma einer Gastrula, einer Embryonalform, geworden. Haeckel hat bereits darauf hingewiesen, daß das Mesoderm wahrscheinlich nicht zu den primordialen Organen gehöre, sondern als ein von solchen abstammendes Keimblatt entstehe. Für Formen mit Urmesodermzellen, für die Enterocölier und insbesondere die Chordonier u. a. trifft dies zweifellos zu, denn die Ascendenten dieser Formen haben nur das Ectoderm und Entoderm in funktioneller Anpassung erworben, dann nach jenem Bedingungswechsel, innerhalb der Eihüllen unter dem Zwange innerer Bedingungen wiederholt. Das Mesoderm ist jedoch sicherlich in vielen Fällen die Reaktion auf die durch das Eiwachstum geschaffenen minimalen Prävalenzen in dem Teilungswachstum einzelner Zellenkomplexe des jungen Zellenstammbaumes. Es ist von allem Anfange an als Embryonalgebilde an wohlversorgten Keimlingen entstanden, die noch nicht im Kampfe ums Dasein standen. Diese frühzeitigen Sonderungen sind palingenetische Akte von großer Bedeutung, die weite Perspektiven, rasches Wachstum und eine vielseitigere Verwendbarkeit des auf solche Weise sich ansammelnden Zellenmaterials ermöglicht haben. Die zeitlichen Verhältnisse dieser Erscheinungen der Ontogenese sollen uns nun zunächst beschäftigen.

Das späte Eintreten der funktionellen Gestaltung und Differen-

zierung, jener von Haeckel vollerkannten und gewürdigten morphogenetischen Faktoren ist das für die Embryonalentwicklung charakteristische Moment. In der Organisation des Embryos tritt diese Phase an dem einen Zellenkomplex früher, an dem anderen später, hauptsächlich beim Übergang ins Freileben ein. Wir haben oben gesehen, daß lebenswichtige Formationen (Gefäßsystem und die zur Verarbeitung, Verdauung und der Resorption der den Nahrungsreserven dienenden Zellenkomplexe) schon früh der funktionellen Anpassung verfallen, wenngleich deren Entstehung stets ohne diese aus gleichartigem Material zustande kommt. Die Keimblätter bestehen aus gleichartigem Material. Ectoderm, Mesoderm und Entoderm sind lediglich hinsichtlich der Wachstumsintensität und -richtung sowie durch die gemäß ihrer Anordnung gegebene Beschränkung der Verwendbarkeit ihrer Zellen verschieden. Wir können leider nicht gewisse Transplantationsversuche machen, um dies noch eindringlicher zu beweisen, als es bei ungestörtem Geschehen dem unvoreingenommenen Beobachter sich offenbart. Wenn nach künstlichen Amputationen und Exstirpationen auch bei niedrigen Formen kein Ersatz der entfernten Formation eintritt, so ist dies noch lange kein Beweis für die qualitative Spezialisierung der betreffenden Zellenkomplexe für ihre Leistungen. Wenn der vernarbte Stumpf eines Echinidenurdarmes keine neuen Cölomsäcke produziert oder $^1/_{32}$ Blastomeren keine Vollkeime schafft, so ist dies den durch Mangel an Zellenmaterial, die Einschränkung von Wachstumsdifferenzen, vor allem aber die zu geringe Zahl der Zellen bedingt — denn jede Konstruktion ist nur innerhalb gewisser Grenzen en miniature ausführbar —, ferner auf die übrige Veränderung der Gesamtbedingungen der betreffenden Entwicklungsphase, aber nicht auf einen Mangel an cölomsackbildenden Substanzen, mesenchymbildender Substanzen, Skeletchromosomen und dergleichen Mystica zurückzuführen. Die graduelle, beim Eiwachstum erworbene Disposition zu ungleichem Teilungswachstum schafft an sich in der Keimzelle nicht Ungleichartigkeit, sondern nur Verschiedenheiten ganz gradueller Art, welche extensive Mannigfaltigkeit erzeugen. Wir können nicht künstlich Wachstumsdifferenzen schaffen, lokal die Assimilation steigern; wäre dies möglich, dann gäbe es eine Fülle von Neuerscheinungen. Die übrigen unicellulären Fähigkeiten sind entweder noch auf alle Abkömmlinge gleichmäßig verteilt, oder es bestehen — namentlich bei Stieleiern — auch in dieser Hinsicht, wie beim Teilungswachstum, graduelle, die Eigenart der Differenzierungsbereitschaft betreffende

Unterschiede, welche z. B. bei isolierten Echinidenblastomeren deutlich zutage treten, aber keine diskrete Determination zu Formbildung bedeuten. Trotz der Reaktionen auf jene Prävalenzen, die das Eiwachstum als Begleiterscheinungen mit sich brachte, liegt in jeder Hinsicht gleichartiges Zellenmaterial vor, dessen Komponenten in vollem Ringen miteinander begriffen sind und so neue Formationen aus gleichartigem Material erzeugen, aus denen dann erst die Anpassung an die Situation und Funktion Ungleichartiges schafft.

Wir können somit in der Entwicklung der rezenten Metazoen zwar nicht durchgreifend nach Stadien, aber doch im allgemeinen gliedern und eine Einteilung gemäß dem Fortschritte im Ausbau des Zellenstaates an den einzelnen Zellen, den sich sondernden Zellkomplexen und Organen vier Perioden der durch die Approvisionierung der Keimzelle oder des Keimlings bedingten, raschen Entwicklung durchführen. Im Groben ließe sich eine Periode der Gestaltung der Zellverbände mit gleichartigen, indifferenten Strukturen von einer solchen mit ungleichartigen, sich differenzierenden Strukturen oder, kurz gesagt, die Periode der strukturell indifferenten Gestaltung und jene der differenzierenden Gestaltung sondern. Die erstere ist dadurch gekennzeichnet, daß die Zellen des heranwachsenden Keimlings im Vollbesitze ihrer unicellulären Fähigkeiten bleiben, noch nicht einseitig beansprucht werden und außer ihrer Erhaltung nur dem im großen und ganzen stets ungleichen Teilungswachstum, dem Ringen sich widmen. Nur dieser Mechanismus und Prävalenzen dieser Art bestimmen die Architektonik, die Formgestaltung des jungen Zellenstaates, das Ringen einzelner Komplexe, die zu verschiedener Wachstumsintensität befähigt sind, nichtsdestoweniger aber aus gleichartigen Elementen bestehen. Unter andauerndem Teilungswachstum und fortgesetztem Ringen immer zahlreicher werdender Partner treten die Formationen in die lange, zweite Periode ein, an welcher wir bei eingehender Analyse drei aufeinanderfolgende Phasen unterscheiden können, die wir als Perioden s. st. zur ersten hinzuzählen. Planlos und spontan setzt an den aus gleichartigen Zellen bestehenden Formationen die erste Phase (zweite Periode s. st.) ein, die für sie infolge ihrer trefflichen Versorgung in der Embryonalentwicklung keine so dringliche Existenzfrage ist wie an hungrigen, freilebenden, jeden Vorteil, den ihnen der Zellenstaat bietet, ausnützenden Tieren. Nachdem die von reichlichen Reserven zehrenden Zellen kürzere oder längere Zeit sich ausschließlich dem Teilungswachstum und dem einfachen Betriebe

ihres Haushaltes hingegeben haben, melden sich sozusagen auch andere Potenzen, auch andere Strukturen zum Worte. Lange genug blieb ihre Differenzierungsbereitschaft latent und ungenützt. Schon hat das ungleiche Wachstum, das andauernde Ringen zahlreiche Situationen, eine extensive Mannigfaltigkeit der Gruppierung und Anordnung der Zellverbände eröffnet, die verschiedene Gelegenheit zur Betätigung anderer Zellfunktionen schaffen und so zur zweiten Periode überleitet. Es beginnt die im vorhergehenden Abschnitt erörterte Anpassung an die Situation, an die Gelegenheit, die Auslese der jeweils verwendbaren Differenzierungsweisen der universellen cellulären Bereitschaft. An jeder einzelnen Zelle bestimmt die abhängig erworbene Form und Anordnung, ferner das Verhalten der Nachbarschaft, Druck und Spannung, Beengung, sowie die Gesamtheit der Stoffwechselbedingungen, wie die Differenzierungsbereitschaft einseitig ausgenützt wird. Wie die Zellen selbst sich teilen und wachsen, so wachsen auch ihre in Anpassung an die Situation, als Funktion der Gelegenheit auserlesen geschaffenen Produkte und Derivate teils durch selbstätige Vermehrung, teils durch beständigen Anbau heran. Diese auf Anpassung an das Milieu beruhenden Entscheidungen werden in allen Zellen früher oder später im einzelnen getroffen. Sind auf diesem Wege einmal die Differenzierungen entstanden, so übernehmen sie die hierdurch gewährleistete, ermöglichte Funktion; die hervorgestreckten Cilien beginnen zu schlagen, Fibrillen der Myotome beginnen sich zusammenzuziehen usf. — Der Appetit kommt mit dem Essen, und so leitet sich denn die zweite Phase bzw. dritte Periode s. st. ein, nämlich die unter dem Zwange dieser Funktion erfolgende weitere Differenzierung. Die Zellen werden unter dem Zwange der Funktion zu fortgesetzter differenzierender Tätigkeit angespornt. Intracelluläre und extracelluläre Zellprodukte wachsen an. Dies ist die Periode der Anpassung an die Funktion. Die schon in der vorhergehenden Periode in Anpassung an die Situation auserlesenen cellulären Funktionen werden nun unter entsprechender Ausübung und Ausnützung ihre Wirksamkeit gesteigert.

Roux hat daher diese Erscheinung als funktionelle Anpassung bezeichnet. Diese Beanspruchung der Zellen führt bei gesteigerter Intensität dazu, daß sich die Zellen ganz dieser einseitigen Beschäftigung hingeben, die Teilung einstellen. So vermittelt also die Epigenesis zwischen den beiden Extremen in der Embryonalentwicklung: dem Teilungswachstum unter Verzicht auf Ausübung der

Differenzierungsbereitschaft mangels günstiger Gelegenheit bei ausschließlicher Ausübung der Betriebsfunktionen im Zellenhaushalt und andererseits das völlige Aufgehen der Zellen in die in strenger Abhängigkeit und Anpassung auserkorene, verwendbare Komponente ihres Repertoires unicellulärer Fähigkeiten und Strukturen. Sind einmal Gruppen von einzelnen Zellen des heranwachsenden Staates funktionell angepaßt, so beginnt die vierte Periode (s. st.), die funktionelle Anpassung und Gestaltung der Zellverbände. Haben sich Zellenkomplexe unter dem Zwange gleicher Bedingungen in gleicher Weise differenziert, so beginnt ein geschlossenes, harmonisches Zusammenwirken der so gebildeten Einheiten, die vereinte Arbeitsleistung, welche die Details der Differenzierung und Anordnung der einzelnen Elemente beeinflußt und bestimmt. Nachbarliche, entweder nur angrenzende oder dicht verflochtene, von verschiedenen Orten stammende, verschiedene Wachstumsrichtung und -intensität aufweisende sowie verschiedene Wachstumswege betretende, daher unter verschiedenen Bedingungen stehende, unter sich aber einheitliche Zellenkomplexe vereinen sich dann mit jenen ergänzend und fördernd zu gemeinsamer Arbeit; so entsteht die höhere Einheit durch die funktionelle Anpassung der aus verschiedenen Geweben bestehenden Zellenverbände, das Organ. Von allem Anfange an wirken die unter verschiedenen Bedingungen verschiedenen, celluläre Fähigkeiten in Arbeitsteilung aufs höchste steigernden Einzelorgane unter Erhaltung des zellenstaatlichen Betriebes genau so zusammen wie die bescheidenen Funktionen der Einzelligen oder künstlich gezüchteter Dauerkeimzellen.

Die Organe bilden in harmonischem, ergänzendem und förderndem Zusammenwirken als Vollendung der vierten Periode den Organismus. Das gestaltende Zusammenwirken der unter gleichen und verschiedenen Bedingungen in funktioneller Anpassung an den Einzelzellen ausgebauten Differenzierungen und die hierdurch bedingte Steigerung derselben charakterisiert somit die vierte Periode.

Die extensive Mannigfaltigkeit der Formbildung, die ungleichen Bedingungen des Ringens der Zellen, die Verschiedenheit der erreichten Situationen und Gelegenheiten bringen es an den wohlversorgten, andauernd wachsenden Zellenstaaten mit sich, daß im einen Zellenkomplex früher, im anderen später die Auslese in seiner Differenzierungsbereitschaft erfolgt. Das Ectoderm der Amphibienlarven bildet z. B. schon sehr frühzeitig Cilien aus und zeigt dieses uralte, an freischwärmenden Blastulalarven oder an künstlich gezüchteten

Dauerkeimzellen (*Chaetopterus*) eintretende erste Symptom der Anpassung an das Milieu, welche den Wechsel des Atemmediums oder wenigstens eine Zirkulation desselben schafft. Die Zuchtwahl hat das frühzeitige Eintreten dieser lebenswichtigen Funktion gefördert und Generationen ausgemerzt, deren Embryonen nicht diese unicelluläre Fähigkeit schon frühzeitig betätigten. Die Splanchnopleura der Pericardsäcke kommt auch schon frühzeitig, — gleichviel ob ein Herzschlauch oder eine Multiplicitas cordis entsteht — in die Gelegenheit, die Kontraktilität des Protoplasmas besonders zu betätigen, funktionell zu steigern, und kaum entstehen die Fibrillen, so werden sie auch schon beansprucht, in funktioneller Anpassung vermehrt und ausgebaut. Die Vorniere bietet, wenn wir die Bedingungen der Entstehung ihres Kanalsystemes und des Glomerulus sowie die Wechselbeziehungen beider und die das Wachstum der Kanalsysteme fördernden Bedingungen analysieren, ebenfalls ein Beispiel dafür, wie Formationen, kaum entstanden, schon der zellenstaatlichen Funktion überantwortet und dann rasch ausgebaut werden. So war es in den frühen Stadien der Phylogenese, so ist es an freischwärmenden Jugendformen und Larven vieler Wirbelloser, in deren Zellenstaaten strenge Abhängigkeit und einheitliches Zusammenarbeiten im Kampfe ums Dasein herrschen. Mit der Zunahme der Approvisionierung, mit dem Erwerb der schützenden Einrichtungen, mit der Steigerung andauernden Teilungswachstums und der Vielseitigkeit des Ringens kam es schließlich dazu, daß bei höheren Formen z. B. einzelne Sinnesorgane in den drei ersten Perioden vollkommen ausgebaut werden, die vierte erst mit der Geburt einsetzt und am vollentwickelten Organe entweder gar keine oder nur nebensächliche Änderungen vornimmt, vielmehr vorwiegend der Erhaltung der reichen, extensiven und intensiven Mannigfaltigkeit dient. Bei höheren Formen und länger andauernder Embryonalentwicklung waltet somit die differenzierende Auslese auch ohne den Einfluß der Funktion. Es differenzieren sich funktionell noch gar nicht beanspruchte Zellenkomplexe. Am bewegungslosen Keimlinge entstehen z. B. die verschiedensten Formen des Stützgewebes und komplizierte Bewegungsapparate. Die Erkenntnis der Bedingungen dieser Differenzierung per exclusionem des Unpassenden und der unverwendbaren, unicellulären Fähigkeiten ist bei den höheren Formen ein besonders interessantes Problem. An niederen Formen erscheint dieses Phänomen leichter zu überschauen und ist durchaus das Werk der Epigenesis. Daß es auch bei höheren so sein müsse, können wir, ganz abgesehen von der

Phylogenese, welche allmählich diese Periode verlängerte, aus der gänzlich anderen Verwendung des Materials erschließen, welche bei Doppel- und Mißbildungen sowie nach künstlichen Eingriffen sich einstellt. Dieses Ergebnis bestärkt uns in der Zuversicht, daß es bei exakter formaler Analyse gelingen werde, den Komplex der dieses Geschehen beherrschenden Bedingungen in den einzelnen Fällen der epigenetischen Determination festzustellen.

Die Epigenesis schafft somit nicht nur aus Gleichartigem Ungleichartiges, sondern zunächst aus Gleichartigem cellulär Gleichartiges — hinsichtlich der Struktur der einzelnen Zellen, doch nicht der Anordnung der Zellenkomplexe — in jener ersten Periode der Embryonalentwicklung, deren Bedingungen bei sorgsamer Analyse leichter aufzudecken sind. Diese Erscheinung galt in der Phylogenese nur für die Entstehung der Blastula, die noch aus gleichartigen Zellen besteht. Die Urdarmbildung schuf bereits die Arbeitsteilung und damit die erste strukturelle Ungleichartigkeit. In der Ontogenese wurde dann dieses Charakteristikum der Epigenese sukzessive auf immer spätere Stadien verlegt, indem die Periode der indifferenten Gestaltung aus ganz oder nahezu strukturell gleichartigem Material immer mehr verlängert wurde. —

Die Periode der indifferenten Gestaltung hat durch die geringe, spezielle funktionelle Beanspruchung des Zellenmaterials das Teilungswachstums desselben in außerordentlichem Maße gefördert und dabei das Zellenmaterial geschont. So kommt es, daß fundamentale Keimblätter und auch andere Formationen sehr frühzeitig und rasch entstehen, im Zellenstammbaume schon nahe dem Stamme große und wichtige Abzweigungen sich sondern, was im Freileben, bei vielseitiger funktioneller Beanspruchung der Zellen, nie möglich wäre. Das Sprichwort „Zeit gewonnen, Alles gewonnen“ hat auch in der Ontogenese seine volle Berechtigung. Kommt schon frühzeitig ein Zellenkomplex zur Sonderung, sei es daß er von den Nachbarn abgedrängt wird oder durch intensiveres prävalentes Wachstum sich freie Bahn bricht, so ist damit sehr viel an Energie gewonnen, wenn bestimmte Wege schon frühzeitig eingeschlagen werden. — Diese Erscheinung kann als Proigenese (nach dem griechischen *πρώϊος* frühzeitig) bezeichnet werden. Die Entstehung und der mächtige Ausbau der „Keimblätter“ ist das Werk des Wachstums der „Keimzelle“ und erfolgt proiblastisch. Das Wachstum der Eizelle hat, indem es anfänglich als Begleiterscheinung die Disposition

zu den ersten Wachstumsdifferenzen schuf, eine immense Verlängerung und Komplikation der sich epigenetisch ergebenden Bedingungskette eingeleitet, die über die weitere Anordnung und Differenzierung des Materials entscheidet. Die andauernde Approvisionierung brachte es mit sich, daß die Eizelle die Veranlagung für die Proigenese der Fundamentalorgane schafft. Insofern kommt dem Eiwachstum und dem Eibau bei der Formbestimmung eine hervorragende Rolle zu. Das Spermatozoon beeinflußt im epigenetischen Laufe der Entwicklung jedoch alle die Reaktionen auf jene Prävalenzen des Teilungswachstums, kann die dadurch hervorgerufenen Wachstumsdifferenzen fördern, steigern, aber auch schwächen und unterdrücken. Sein Chemismus hat dann auch bei der Verwendung des Materials, bei der Differenzierung entscheidenden Einfluß. Doch spielt das Teilungswachstum, welches die indifferenten, der funktionellen Auslese und Anpassung verfallenden Formationen schafft, stets die bedeutendste Rolle.

Je besser die Keimzelle mit Nahrungsreserven versorgt wird, um so länger dauert die Entwicklung innerhalb der Eihüllen, die Embryonalentwicklung. Immer komplizierter werden die von strukturell indifferenten Zellen aufgebauten, als solche zunächst funktionslosen Formationen, deren Entstehung auf die Erhöhung des Teilungswachstums und die Verlängerung der epigenetischen Bedingungskette, das weitere Ringen der durch ungleiches Wachstum zustandegekommenen Zellenkomplexe zurückzuführen ist. Alle graduellen Übergänge leiten von der Entwicklung innerhalb dünner, alsbald berstender Eihüllen zur Entstehung derber (manchmal chitinöser) Eihüllen, welche der Embryo bereits als weitentwickelte Larve verläßt, bis schließlich die Vollendung dieses Prozesses, der Versorgung, die intrauterine Entwicklung ein vollwertiges, einer durchaus selbständigen Existenz fähiges Individuum dem Kampf ums Dasein überantwortet. So wird die Embryonalentwicklung verlängert, denn die ursprüngliche Bedeutung Embryo ist nach dem Griechischen *τὸ ἐντὸς τῆς γαστρὸς βρύον*. Eust., das, was sich im Mutterleib entwickelt. Haeckel hat dies auch auf die Entwicklung innerhalb von Eihüllen jeglicher Art ausgedehnt. Die den freischwärmenden Larven vergleichbaren Zustände höherer Formen, welche die Vollendung der embryonalen Entwicklung betreffen, werden als fetal bezeichnet. Die immense Steigerung der inneren Entwicklungsbedingungen, die Fortsetzung des Ringens der einzelnen, miteinander in Konkurrenz tretenden Formationen, welche

eine glänzende Versorgung ermöglicht hat, bereitet der Untersuchung älterer Stadien besondere Schwierigkeiten, wenn nicht an primitiveren Formen, an denen die Herrschaft innerer Bedingungen kürzere Zeit währt und die äußeren Bedingungen noch erheblicheren Anteil an der Gestaltung haben, das epigenetische Prinzip voll erkannt ist. Wirbellose zeigen, welch eingreifenden und leitenden Einfluß das Eiwachstum auf die Furchung und Keimblätterbildung besitzt. Doch reicht die Approvisionierung meist nicht über wenige Tage, so daß der unmittelbare Einfluß der äußeren Bedingungen nach Sprengung der Eihülle schon alsbald einsetzt. Das Wimperkleid, die primitiven Fortbewegungsorgane, Skelet- und Schalenbildungen sind die ersten Errungenschaften. Bei so primitiven Formen tritt die Wirkung der züchtenden Auslese alsbald zutage. Je vielseitiger und intensiver die funktionelle Anpassung sich äußert, je leistungsfähiger das Soma wird, um so mehr erscheinen auch die von ihm ausgestoßenen Keimzellen in ihrer unicellulären Bereitschaft gekräftigt, um so reicher werden diese approvisioniert, um so dauerhafter ist der junge Keim, und um so intensiver kann in dessen Freileben die Auslese und Anpassung der unicellulären Funktionen und Strukturen der einzelnen Formationen wirken, um so leistungsfähiger wird die neue Generation. In unzähligen Generationen fortgesetzt hat die bessere Ausstattung mit Nahrungsreserven und die Erhöhung und Steigerung des Teilungswachstums und der einzelnen unicellulären Fähigkeiten die Keimzellen rezenter, höherstehender Formen geschaffen. Was sich bei Wirbellosen in kleinem Maßstabe vollzieht, hat nach demselben Prinzipe den dominierenden Chordonier- und Wirbeltierstamm begründet, dessen Ausgangssituation, das enterocöle Darmtier, wahrscheinlich einer als Begleiterscheinung des Eiwachstums entstandenen, polaren Bilateralität unter bestimmten Nebenbedingungen seine Existenz verdankt. Diese schuf im Verein mit anderen günstigen Bedingungen eine Cöloblastula und eine Invaginationsgastrula mit prävalierender Dorsalwand, deren beengtes Wachstum jene Längsfalten zustande brachte, welche der Organisation so weitgehende Perspektiven eröffnet haben. Die rasche, frühzeitige, mit geringem Zellenmaterial zustandekommende Urdarmbildung beim Amphioxus ist eine mit der langsamen, schwerfälligen Invagination der Cnidarierblastulae in Vergleich zu stellende Erscheinung der Proigenese.

Als ein weiteres Beispiel der Proigenesis ist die frühzeitige Entstehung und Entfaltung des vom Urmundrand ausströmenden prostomalen Mesoderms zu nennen, welche dem

Amphioxus noch fehlt und eine Errungenschaft der dotterreicheren Keime der Cranioten darstellt. Bei allen Cranioten kommt im außerdorsalen Bezirke des Urmundrandes eine derartige Wachstumsbeengung zustande, daß das Zellenmaterial, genau so wie an der Nahtstelle des Medullarrohres, in radiären Richtungen abströmt. Auch hinsichtlich der späteren Verwendungsweise bestehen übrigens zwischen dem prostomalen Mesoderm und den neurogenen (der Neuralleiste entstammenden) freien Mesodermzellen in mancher Hinsicht auffällige Analogien, die dem Zwange einzelner, gleicher Bedingungen im epigenetischen Werdegange zuzuschreiben sind. Wenn nun, wie z. B. bei holoblastischen Anamniern, im Blastulastadium ein vegetatives Zellenmassiv vorhanden ist, dessen dorsale Hälfte auch hinsichtlich der Bedingungen der Entstehung dem Primitivstreifen der Amniotenkeime entspricht, so erscheint die an der Amphioxusblastula bereits zur Invagination einer einschichtig bleibenden Zellenplatte führende erste Reaktion auf die durch die Polarität des Eiwachstums hervorgerufene Situation abgeschwächt. Durch paratangentiale Teilungen kommt eine Mehrschichtigkeit zustande, und der erste Impetus einer fundamentalen Wachstumsdifferenz ist in unvorteilhafter Weise abgelenkt, die Oberfläche zeigt keine Eindellung. Das kleinzellige, rasch wachsende Material der Übergangszone des Urmundrandes staut sich aber an der Grenze des andrängenden prostomalen Ectoderms sowie am Entodermmassiv und erzwingt sich den einzigen, offenstehenden Ausweg, das radiäre Vorwachsen unter der Ectodermdecke. Es kann vorkommen, daß es sich bei der Hast dieses Prozesses nicht sogleich vom Entodermmassiv, mit dem es in breiter, primärer Verbindung steht, freimacht, daß erst später eine Trennung dieser beiden, unter ganz verschiedenen Bedingungen stehenden, eine andere Wachstumsintensität und -richtung aufweisenden Zellenkomplexe kommt, die jedoch nicht als Delamination aufgefaßt werden darf, weil sie, obzwar paratangential zum groben Umriß, so doch senkrecht auf die Oberfläche der beiden Komplexe in deren Grenzlinie erfolgt, während eine Delamination stets durch eine paratangentiale Flächenspaltung eines Epithels zustande kommt. Bei vielen Holoblastiern wächst der zum prostomalen Mesoderm werdende Zellenkomplex schon von allem Anfange an frei zwischen Ectoderm und Entodermmassiv vor. Je intensiver nun die Beengung des sich stetig verkleinernden Urmundrandes wird, um so frühzeitiger sind die Bedingungen zum Beschreiten jenes Ausweges gegeben, um so frühzeitiger entsteht — proiblastisch — das prostomale Mesoderm.

Unter maximaler, allgemeiner Steigerung des Teilungswachstums, die an Primatenkeimen ihren Höhepunkt erreicht, kann es zu jenem profusen Abströmen des Zellenmaterials kommen, noch ehe an der Dorsalseite in geschlossenem Wachstum die Invagination eingesetzt hat. Das abundant hervorbrechende Zellenmaterial durchsetzt dann frühzeitig, rasch und schrankenlos die infolge der geringen Größe des Dottersackes so geräumige, als Rest der Furchungshöhle persistierende Keimblasenhöhle und gewinnt am ganzen Umfange, zum größten Vorteile der Ontogenese, Beziehungen zur Uteruswand, wobei dann die am günstigsten gelegenen Abschnitte die Oberhand gewinnen.

Das prostomale Mesoderm kommt fast bei allen Wirbeltieren schon frühzeitig in die Lage, die Nahrungsreserven dem Embryo nutzbar zu machen. Es liefert zunächst Blutzellen und Gefäße, welche z. B. bei den oviparen Amnioten unter Bruttemperatur sukzessive verflüssigtes, verdautes Roh- und Nährmaterial aufnehmen, in immer steigenden Maße dem Embryo zuführen. Die frühzeitige und rasche Proliferation dieses bei letzteren Formen vom Primitivstreifen abströmenden, in seinem Teilungswachstum geradezu überschäumenden Zellenmateriales ist auch bei den Amnioten in den Bedingungen des Entstehens leicht zu überblicken. Nicht nur lokale Steigerung des Teilungswachstumes, welche durch lokale Prävalenz in der Eizelle hervorgerufen wird, sondern auch bereits eine kurze Kette epigenetisch sich ergebender innerer Entwicklungsbedingungen veranlassen die Entstehung dieser Zellenschichte in der Architektonik des jungen Keimes. Das prostomale Mesoderm ist geradezu ein Gradmesser für die Organisationshöhe des Muttertieres. Es tritt bei den Amnioten, insbesondere aber den Säugetieren und unter diesen wiederum bei den hochstehenden Formen in einer Intensität auf, welche die uralten primären Formation des Urdarmes weit in Schatten stellt. Meist schon zu Beginn der Gastrulationsperiode entstanden, breitet es sich so rasch aus, erinnert in dieser Hinsicht an die Urmesodermzellen Wirbelloser und verfällt schon so frühzeitig der differenzierenden Auslese und Anpassung, daß die Sonderung der Blutzellen und der Gefäßzellen sowie der Cölomwand schon in vollem Gange ist, während das phyletisch viel ältere paraxiale, zu beiden Seiten an der dorsalen Urdarmwand hervorsprossende Mesoderm weit zurückbleibt, obgleich dessen infolge der Wachstumsintensität und der überaus günstigen Ernährung solide Anlage und rasche Ausbreitung im Vergleich mit den Verhältnissen am Amphioxus bereits proiblastisch zu nennen ist. Das prostomale Mesoderm ist

früher am Platze und bereitet infolge dieses Vorsprunges dem paraxialen Mesoderm eine harte Konkurrenz. — Ähnlich verhalten sich übrigens bei vielen Wirbellosen die ebenfalls proiblastisch entstehende Urmesodermzellen gegenüber den älteren Mesodermformationen, so daß sie manchmal den Platz allein behaupten — sofern sie überhaupt die zweite Mesodermformation sind. Bei den Vertebraten und speziell den Amnioten gelingt es dem prostomalen Mesoderm unter dem paraxialen Mesoderm centripetalwärts vorzudringen, auch Gefäße des Körpers, die Aorten, Cardinalvenen z. B. auszubilden, ehe noch die Segmente des paraxialen Mesoderm an der Nahtstelle (Abschnürungsstelle) in Proliferation getreten und die Angiosclerotome produziert haben. Die Bedingungen hierzu ergeben sich erst ein wenig später. Auch an die Cölomwand sowie an Bindegewebszellen leistet das prostomale Mesoderm einen namhaften Zuschuß insbesondere auch bei der Bildung der hinteren Extremitäten. Hinsichtlich der anderen Komponenten (z. B. Myotome) und Leistungen des paraxialen Mesoderms bleibt dessen Domäne jedoch unangetastet. Diese Erscheinungen haben His zur Parablasttheorie verleitet, welche, soweit die konkurrierenden Zellen vom Follikelepithel oder vom Dotter abgeleitet werden, Haeckel in treffender Weise verurteilt hat. Die Tatsache, daß bei den Amnioten — leider war das, wie Haeckel mit Recht bemerkt, „gefährliche und schwierige Objekt", das Hühnchen, ohne ausreichende Vergleichsbasis untersucht worden — Zellen von der Peripherie in die dorsale Körperwand einwandern, bleibt bestehen, es handelt sich aber um das von den beiden Seiten des Primitivstreifens, des zentralen Urdarmmassivs abstammende prostomale Mesoderm, welche bei holoblastischen Anamniern noch in seiner Gesamtheit einen integrierenden Teil des Körpers bildet. Je mehr Dotter und andere Reserven aufgestapelt werden, je größer die Keimblase wurde, um so größer wurden auch die in den Dienst des Embryos sich stellenden, später abortiven Teile des prostomalen Mesoderms und anderer Keimblätter, doch ist es durchaus verfehlt, das prostomale Mesoderm in Bausch und Bogen als extraembryonales Mesoderm zu bezeichnen. Wenngleich das prostomale Mesoderm bei den Amnioten schon frühzeitig extraembryonäre Cölomabschnitte liefert, die dem Embryo innerhalb beengender Eihüllen eine freie Entfaltung gewähren und sichern, so werden doch nicht unbedeutende Abschnitte des Cöloms des Embryos von prostomalem Mesoderm geliefert, welches dem paraxialen (gastralen) Mesoderm eine erhebliche Konkurrenz bereitet.

Während bei den Reptilien das zentrale Urdarmfeld, als einheitliche engumschriebene Primitivplatte proliferiert — das periphere Urdarmmassiv ist die Area opaca —, das prostomale Mesoderm in enggeschlossener sichelförmiger Anordnung streng radiär abströmt, zwischen Germinal- und Subgerminalschichte hinausflutet und das Urdarmsäckchen nur als ein kleiner Sektor diese Kreisfläche schließt, tritt bei den Vögeln und Säugetieren schon frühzeitig ein beträchtliches Längenwachstum der korrespondierenden Abschnitte ein. Es entsteht der Primitivstreifen, dessen Enden nun durch besonders intensives Wachstum ausgezeichnet sind und gewissermaßen Emanationsherde darstellen. Das Mittelstück des Primitivstreifens liefert relativ weniger prostomales Mesoderm als das hintere Ende, welches eine Kreisfläche von kaum mehr als 180° ausbildet. So kommt es, daß die proiblastische Entstehung des prostomalen Mesoderms am hinteren Ende des Primitivstreifens bei Säugetieren und Vögeln schon ungemein frühzeitig einsetzt, dann erst von dem vorderen Abschnitte des als freiliegendes Urdarmfeld zu bezeichnenden Primitivstreifens das überschäumende Zellenmaterial abschließt und die seitlichen Abschnitte des prostomalen Mesoderms sowie dessen flügelförmige, vorn die Area vasculosa schließenden, das mesodermfreie Feld begrenzenden Fortsätze bildet. Diese stammen somit nicht, wie angenommen wurde, vom hinteren Emanationsbezirke des prostomalen Mesoderms ab. Was den vom vorderen Ende des Primitivstreifens abgehenden Urdarmstrang oder Urdarmkanal von dem in gleicher Schicht hinausflutenden prostomalen Mesoderm unterscheidet, ist zunächst nur die anhaltende, beengte, gedrungene, solide Art des Wachstums und wahrscheinlich auch eine schon auf das Eiwachstum zurückzuführende weitere Steigerung desselben, die auch im benachbarten Ectoderm in der Entstehung der Medullarplatte voll zum Ausdrucke kommt. Das prostomale Mesoderm arbeitet sozusagen rascher, es gleicht einem Geschwindigkeitshebel, flutet rasch hinaus, überragt an Masse und Zellenzahl alsbald den Urdarmstrang und seine Derivate, die erst später ihre dominierende Stellung gewinnen. Das prostomale Mesoderm arbeitet hastig und ungeordnet. Unregelmäßig verteilte, vorgeschobene, ausgestreute Zellenansammlungen schaffen unter überaus günstigen Ernährungsverhältnissen die Blutballen. Bei der Bildung des Cölomepithels bleiben viele Zellen unbenutzt liegen, die unter den gegebenen Umständen zunächst nichts anderes als Gefäße bauen können. In hartem Ringen muß das aus der Urdarmwand, also aus zweiter

Hand entstehende paraxiale Mesoderm, welches mit dem prostomalen in einer Schicht liegt, nicht scharf von ihm abgegrenzt werden kann, von ihm wie zwingenförmig eng umfaßt wird, sich seinen Platz erkämpfen. Wenn nicht, wie z. B. bei Sauriern und Ophidiern, schon frühzeitige Auskrümmungen der axialen Formationen zustandekommen, die der dorsalen Gastrulawand eine gewisse Wachstumsfreiheit gewähren, oder wie z. B. beim Kaninchen eine ungehinderte Ausdehnung nach vorn möglich ist, so kommt es zwischen der zurückweichenden hinteren, teloblastischen, unsegmentierten Wachstumszone insbesondere des paraxialen Mesoderms und dem bereits vorhandenen, den Platz streitig machenden, in einer Ebene gelegenen prostomalen Mesoderm zu argen Kollisionen, die zu einer Verdrängung und Umscheidung des prostomalen Mesoderms durch das paraxiale Mesoderm, zur Entstehung der sog. Urwirbelrinde und der „Urwirbelkerne“ führen — lange ehe noch die Angiosclerotome in Tätigkeit treten. So bereitet also die proiblastische Entstehung des sich rasch ausbreitenden prostomalen Mesoderms, die durch die frühzeitige Entfaltung der Intendanz dem Keim unermeßliche Vorteile schafft, dem paraxialen Mesoderm, also phyletisch viel älteren Formationen, arge Hindernisse. Das Ringen der Keimblätter und ihrer Derivate wird schon frühzeitig sehr intensiv. Das geschlossene langsame Vorgehen des paraxialen Mesoderms äußerst sich auch hierbei. Langsam entstehen die die Segmentierung und die Abgliederung der Seitenplatten bedingenden Faltenbildungen. Geschlossen wachsen die Myotomfortsätze aus, den Angiosclerotomen und dem Dermalblatt eröffnet sich ebenfalls eine schrankenlose Wachstumsgelegenheit, so daß der ganze junge Organismus diesen Zellenkomplexen dann freigegeben erscheint.

Die frühzeitige Amnionbidung bei den Placentaliern ist ebenfalls ein klassisches Beispiel der Proigenese, welches deren große Bedeutung für die Weiterentwicklung treffend illustriert. Wie bei allen anderen Metazoen, so hat das Eiwachstum auch bei den Placentaliern als unumgängliche Begleiterscheinung minutiöse, rein graduelle, die Wachstumsintensität derselben betreffenden Verschiedenheiten im Gefolge, die ausschließlich den Zelleib betreffen. Diese an sich minimalste Ungleichartigkeit kann bei den ersten Teilungsschritten vollkommen latent bleiben; die ersten Zellen sind gleichgroß, teilen sich auch annähernd zu gleicher Zeit. Sie werden durch die Zona pellucida zusammengehalten, sind sonst in ihrem Verbande wenig gesichert, Verschiebungen, eine tetraederförmige

Anordnung der vier ersten Zellen kommen häufig vor. Die Änderung äußerer Bedingungen hat allmählich Varianten des cellulären Struktur gestattet, die das Unterbleiben der an freischwärmenden Formen so überaus wichtigen Erscheinungen des Grenzsaumes (Hammar) bedingten. — Manchmal zeigen aber schon die ersten Furchungszellen verschiedene Größe, Färbbarkeit und strukturelle, jedoch nur graduelle Unterschiede. Eine erste, konstant auftretende Reaktion auf die verschiedene Assimilations- und Teilungsfähigkeit sind Unterschiede in der Zellenzahl der aus den ersten Blastomeren hervorgehenden Abkömmlinge. Die einen Zellen teilen sich rascher, vermehren sich derart, daß sie die sich langsamer teilenden, schon deshalb größeren und auch helleren anderen Zellen umwachsen. Die Zellengruppen arbeiten wie Geschwindigkeits- und Lasthebel. Die zentralen Zellen bleiben immer mehr im Hintertreffen, die rascher sich teilenden meist kleineren und dunkleren Zellen umschließen sie wie mit einem Mantel; beim Kaninchen u. a. ergeben sich Situationen, welche den Anschein erwecken, als ob zentrale und oberflächliche Zellen wie eine geschlossene Ringfalte konzentrisch sich zusammenschließen würden. Die Stelle, wo der Schluß erfolgt und die oberflächliche Zellenschicht komplet wird, ist z. B. beim Kaninchen, wie van Beneden gezeigt hat, manchmal durch eine kleine Einsenkung gekennzeichnet und wurde als Blastoporus bezeichnet, denn der ganze Umwachsungsvorgang sieht doch einer epibolischen Gastrulation täuschend ähnlich. Wären in anderen Entwicklungsbedingungen nicht so durchgreifende Änderungen in unabsehbarer Generationenfolge im Laufe der Phylogenese eingetreten, wäre das ganze Zellenleben noch so ursprünglich, im Kampfe ums Dasein gestählt, dem Aufenthalt im Wasser, dem Freileben angepaßt und vorteilhafter approvisioniert, wären die Zellen nicht so verwöhnt und als Abkömmlinge eines hochstehenden Somas so anspruchsvoll, dann würde dieser Vorgang tatsächlich Ectoderm und Entoderm geschaffen, den Urmund zur Obliteration gebracht haben. Nicht die prospektive Bedeutung, nicht die Überladung mit Anlagesubstanzen, sondern die Hilflosigkeit und Hinfälligkeit der mit wenig Dotter ausgestatteten, des Freilebens und der Bewegung (Cilienbildung) unfähigen, auf beständige konzentrierte Nahrungsaufnahme bei konstanter Körpertemperatur eines Warmblüters und andere günstige Lebensbedingungen angewiesenen Zellen haben es vereitelt, daß aus dieser Gruppierung eine Gastrula hervorgeht, die beiden Zellenkomplexe nicht zum Ectoderm und Entoderm werden und kein

Blastoporus fungiert. Der unermeßliche phyletische Werdegang hat jene neuen Situationen und Bedingungsänderungen geschaffen, unter denen uralte, simple, im Freileben voll verwendbare Zellengruppierungen eine ganz andere Verwendung des Materiales, eine immense Steigerung seiner Leistungsfähigkeit, seiner unicellulären Fähigkeiten erfahren haben.

Auch die folgenden Vorgänge bringen nichts Neues. In dem soliden Zellenklumpen der Morula wird Flüssigkeit abgeschieden, auch hierbei treten wiederum die umwachsenden, agileren Zellen zuerst in Aktion. Ob zuerst intracellulär in ihnen kleinste Tröpfchen wie der Schleim in Becherzellen entstehen, die dann nach innen auf dem Wege der Secretion ausgeschieden werden; ob dieser Prozeß rascher und ergiebiger vonstatten geht, ob wenig oder viel osmotisch wirksame Substanzen abgeschieden werden, die so entstandene Keimblasenhöhle langsamer oder rascher sich vergrößert — einerlei, der Prozeß spielt sich cellularphysiologisch als solcher nicht anders ab als die Vergrößerung des Blastocöls oder des Lumens in einem geschlossenen Urdarme freischwärmender, noch mit Dotter approvisionierter Zellenstaaten oder die Entstehung des Cöloms in geschlossen angelegten Mesodermfalten. Der auch in dieser Hinsicht rückständige, überwachsene zentrale Zellenkomplex ist dadurch exzentrisch gelagert, wandständig geworden. Wenn nun die Flüssigkeitsabscheidung rasch zunimmt, erheblichere osmotische Druckdifferenzen zum Ausgleich kommen, die Keimblase rasch wächst, wird dieser als Embryonalknoten bezeichnete Zellenkomplex ausgebreitet, abgeflacht, zur Calotte einer großen Kugel, während die ihn bedeckenden Zellen der oberflächlichen Schicht dem Untergang verfallen; alsbald erfolgt in Anpassung und Ausrichtung an beiderlei Oberflächen — in der Mehrzahl der Fälle — eine Sonderung des Zellenmateriales jener Calotte in zwei Schichten, eine alsbald in beengten intensiven Wachstum hochcylindrisch werdende Germinalschichte, welche die übrige Keimblasenwand ergänzt, und die tiefe, langsamer wachsende, frei endigende, die Furchungshöhle begrenzende Subgerminalschichte, das sog. Dotterentoderm. Damit sind nun dieselben Verhältnisse zustande gekommen, welche meroblastische Amniotenkeime insofern darbieten, als die Germinalschicht frei an der Oberfläche, in ganz flacher Wölbung ausgebreitet liegt, die Wandabschnitte der Gastrula in dieser Wölbung vorwachsen müssen, was allenthalben zu Kollisionen führt. Die erste Reaktion beengten und gesteigerten Wachstums ist die Entstehung des Primitivstreifens,

des Urdarms und des prostomalen Mesoderms. Bei der Längenentwicklung siegt die dominierende Dorsalseite in diesem Ringen, schafft sich bei der Längenzunahme Platz, indem sie einen Faltenwurf erzeugt. Durch aktives Wachstum der auf diese Weise passiv entstandenen Falten kommt dann die Taucherglocke des Amnions zustande, die dem Embryo terrestrischer Formen freie Entfaltung ermöglicht. Dies spielt sich indes, wie bei Sauropsiden, erst in späten Stadien ab, wenngleich wie z. B. beim Chamäleon dieser ausgleichende Faltenwurf ringförmig und schon vor der Gastrulation proiblastisch eintreten kann.

Bleibt aber der Embryonalknoten erhalten, so tritt auch in ihm eine Flüssigkeitsabscheidung auf, unter ganz ähnlichen Bedingungen wie die Keimblasenhöhle, oder wie die Lichtung in einem soliden Urdarme, oder Linsenknötchen, oder in einer soliden Allantoisknospe eintritt. — Uralte weitverbreitete Erscheinungen führen auch an diesem enggeschlossenen Zellenkomplexe zur Umwandlung in ein Bläschen, womit dem weiteren Wachstum viel günstigere Bedingungen eröffnet werden. Inmitten einer großen Blase wandständig ein kleineres, von hohem einschichtigem Epithel begrenztes Bläschen — Nil novi. Ein abgesackter Urdarm inmitten einer Ectodermblase wäre vergleichsweise an die Seite zu stellen. Absackung, vorübergehende Isolierung des Urdarmes mit nachfolgender Wiedervereinigung und Durchbruch, solche Cenogenesen sind in der Reihe der Wirbellosen nicht selten. Auch diese Erscheinungen werden durch sich epigenetisch ergebende Bedingungen zwangsläufig beherrscht und haben nur ein gesteigertes Teilungswachstum wohlversorgter, nicht im Kampfe ums Dasein stehender Zellen zur Voraussetzung. An einer vollproviantierten, unter Umständen noch dazu in engen Eihüllen sich entwickelnden Blastula führt polare Einwucherung ebenso zur Bildung eines geschlossenen Urdarmes, wie an einer wohlversorgten Gastrula das Flächen-(Längen-)wachstum den Urmund konzentrisch oder exzentrisch verschließen kann — genau so, wie an anderen derartigen Faltenbildungen dem Wachstum erst nach Vereinigung und Trennung der Faltenblätter Schranken erstehen. Drängen sich nicht andere Zellen vor und lösen die beiden aufeinanderliegenden Epithelien, so hat deren dichte Aufeinanderpressung fast immer eine derartige Beengung und meist auch eine Veränderung des Stoffwechsels zur Folge, daß eine Veränderung der Wachstumsrichtung eintritt. Wenn Epithel gegen Epithel stößt, so kommt es an der dem Stoffwechsel entzogenen Berührungsfläche zur Durchbrechung des epithelialen

Gefüges, zu einer Verkeilung der sich dann in allen möglichen Richtungen teilenden Zellen. Wenn die Spannung im Innern zunimmt, im Außen- und Innenblatt Zerrungen eintreten oder an der Verwachsungsstelle eine Ringkonstruktion entsteht, so erfolgt dann im Zentrum der Verwachsung ein sekundärer Durchbruch. — Es braucht nur an Balanoglossus und *Antedon* erinnert zu werden. Die Wand der Proamnionhöhle der Mäuse bricht am Ectoplacentarkonus unter ähnlichen Bedingungen nach außen durch. Nur die Begleitumstände, die sich weiterhin epigenetisch ergebenden Bedingungen, nicht aber etwa ein Konglomerat von Anlagesubstanzen und formativen Stoffen, entscheiden über das, was aus dieser Situation wird. Wäre der Zellenkomplex jenes Placentalierkeimes freischwärmend unter ursprünglicheren Bedingungen im Wasser bei niedrigerer Temperatur, etwas mehr mit den allernötigsten Reserven versehen, alsbald würde die Innenblase nach außen sich öffnen, den unteren Pol bilden. Das dem Freileben nicht so sehr entwöhnte Zellenmaterial würde im Ectoderm und an dem so eröffneten Entoderm alsbald Cilien ausbilden; uralte unicelluläre Fähigkeiten kämen schon viel früher zur Anwendung und Steigerung, als es an dem verwöhnten, hilflos auf den Uterus angewiesenen Zellenkomplex erst viel später geschieht. Die differenzierende Auslese und Anpassung wird erst später beansprucht. — Leider können wir nicht das Erbe der Vergangenheit zu seiner ursprünglichen Selbständigkeit im Kampfe ums Dasein heranzüchten, die Zellen zu frühzeitiger selbständiger Arbeit anhalten, um zu zeigen, von welchen Bedingungen, die sich epigenetisch ergeben, es abhängt, was aus ihnen wird.

Mit großer Spannung verfolgen wir das weitere Geschehen, welches sich im Uterus, bei glänzender Approvisionierung, fast möchte man sagen, bei solcher Verzärtelung, bei so gekünstelter Aufzucht am Zellenmaterial abspielt. Während die äußere Zellenschicht als Trophoblast in funktioneller Anpassung mit der Uteruswand, dem Nährboden in intimere Beziehungen tritt, für den jungen Zellenstaat die Rolle des Urdarmes übernimmt und auch die Höhlung im Embryonalknoten größer wird, verdünnt sich dessen wandständiger Abschnitt, während der dem Zentrum zugewendete Teil hoch und einschichtig bleibt. Schon frühzeitig hat sich an dieser Seite von dem noch ungeordneten Embryonalknoten eine Zellenschicht, die Subgerminalschichte oder das Dotterentoderm der Autoren, abgespalten, indem sie in Begrenzung des Keimblasenlumens ein epitheliales Gefüge annahm. Auch letzteres gehört zu verbreiteten Erscheinungen,

die unter denselben Bedingungen immer und wo immer wiederkehren. Beim Schaf lassen sich zwar im Morulastadium intimere, genetische Beziehungen dieser Schicht zu der in der Keimblase gegenüberliegenden Wand nachweisen, und der Vergleich mit den Befunden beim Opossum stützt die Auffassung, daß diese Schicht, das sog. Dotterentoderm, der Grundschicht der Area opaca, des peripheren Entodermmassivs der Sauropsiden zu homologisieren sei und die dünne Keimblasenwand, die mit ihr nun die Keimblasenhöhle begrenzt, der Deckschicht der Area opaca. Auch bei den Vögeln wird der Spalt zwischen beiden Schichten erheblich ausgeweitet und dient dann dem prostomalen Mesoderm und der Allantois zu weiterem Vordringen. Bei Lacertiliern hingegen bleiben die Beziehungen dieser beiden Schichten der Area opaca, die man bisher ganz irrigerweise als Ectoderm und Entoderm bezeichnet hat, stets gewahrt. Das prostomale Mesoderm und die Allantois müssen sich ihren Weg durch die aus der Grundschicht der Area opaca hervorgehenden, den Dotter aufnehmenden Zellenmassen bauen. Beim Opossum ist bei hochgradiger Dottereinschränkung nur mehr die sog. vegetative, der Area opaca der Sauropsiden entsprechende Hälfte der Keimblase zweischichtig geblieben, die obere Hälfte ist, so wie an der Keimblase das Amphioxus, bereits einschichtig geworden, obgleich damit nicht gesagt sein soll, daß sie ihr völlig homolog sei. Die Einschränkung des Eiwachstums hat wieder uralte Zustände hergestellt, die bei einzelnen Placentaliern durch den intramuralen Flüssigkeitserguß in das periphere Entodermfeld die alte Eigenart eingebüßt haben, verändert erscheinen. So steht also in solchen Fällen das Dotterentoderm phylogenetisch und ontogenetisch nur in losen Beziehungen zum Embryonalknoten, der, seinen weiteren Leistungen nach, der Area pellucida der Sauropsiden entspricht. Doch trifft dies sicherlich hinsichtlich der Subgerminalschichte für die meisten Säuger, bei denen der dünne, der Area opaca entsprechende Teil der Keimblasenwand einschichtig bleibt, nicht zu. Die Dottereinschränkung hat in dieser Hinsicht einen eingreifenden Bedingungswechsel mit sich gebracht, der beim Opossum eine gewisse Eigenart zeigt. Wie nun die noch flach ausgebreitete Germinalschichte der Sauropsidenkeime und jene der großen Keimblase des Kaninchens, des Hundes, des Schweines usf., so zeigt auch die Bodenschicht des blasenförmigen Embryonalknotens jene Verdickung, die durch beengtes, die Fläche voll ausnützendes Wachstum des wie ein Lasthebel, langsam und wuchtig arbeitendsn Zellenkomplexes zustandekommt und den sog. Embryonalschild bildet.

Eine Verlängerung des Schildes in Birnform bietet auch bei Keimen mit Proigenese des Amnions ein weiteres Symptom, eine zweite Entlastung des beengten Wachstums. Dadurch wird das zentrale Feld in einen Streifen ausgezogen. Schon während dieses Vorganges stellt sich jene charakteristische Reaktion auf das einseitige Prävalenzen schaffende Eiwachstum ein. Andauerndes, zähes Teilungswachstum des zentralen Feldes, beengt und abhängig von der Gesamtplatte, durchbricht die Schranken des Epithels und bildet so den Primitivstreif, das zentrale Urdarmfeld. Welcher Art die Beziehungen desselben zum Embryo auch sein mögen, der von C. E. v. Baer eingeführte Ausdruck ist auch heute noch der treffendste. So wie an der Amphioxusblastula die Entstehung der vegetativen Platte eine fundamentale Phase der Entwicklung einleitet, so bedeutet die Entstehung des Primitivstreifens gleich der polaren Einwanderung an den Planula von *Aequorea* den Eintritt einer der wichtigsten Phasen der Embryonalentwicklung, der Gastrulation. Damit sind dem lokal entlasteten Wachstum unter der proliferierenden Schicht nach allen Radien freie Bahnen eröffnet. Schrankenlos flutet das Zellenmaterial hinaus. In der Art und Weise, wie dies geschieht, äußert sich nun die letzte und intimste Reaktion auf das Eiwachstum, bzw. auf die durch dasselbe geschaffenen Prävalenzen zum Teilungswachstum der Zellen. Immer engere Kreise zieht das prävalierende Wachstum. Wie bereits oben erwähnt, hat die Verlängerung der Primitivplatte zum Primitivstreifen zwei Endgebiete geschaffen, die sich hinsichtlich des von ihnen abströmenden Materiales verschieden verhalten. Vom hinteren Ende flutet das Material rasch in lockerer Anordnung hinaus und wird dadurch zu prostomalem Mesoderm. Am vorderen Ende herrscht intensiveres, gedrängtes, geschlossenes Wachstum, das vordere Ende arbeitet gewissermaßen wie ein Lasthebel langsam und andauernd, der hintere und dann auch in derselben Weise der durch die Verlängerung etwas entlastete mittlere Abschnitt wie ein Geschwindigkeitshebel, rasch und flüchtig. Der Unterschied zeigt sich auch in dem vorn nachbarlichen Areal der proliferierenden Keimschicht, welches sich in beengten, die Schranken des Epithels aber nicht durchbrechenden Wachstume verdickt und die Medullarplatte (Neuralplatte) bildet. In geschlossener Anordnung, dicht gedrängt, wächst das unmittelbar angrenzende, die dorsale Urdarmwand bildende vorderste Ende des Primitivstreifens vor, gleichviel, ob als geöffneter oder sich alsbald öffnender Kanal oder als solider Urdarm-

strang. In diesem winzigen Zellenkomplexe herrschen nun dieselben Verhältnisse vor wie am Urdarme der Amphioxusgastrula. Die Funktionslosigkeit des Urdarmes hat diese Variante der Diminution und der soliden Entstehung des Urdarmstranges gestattet. Übrigens ist, absolut genommen, kein wesentlicher Unterschied in den Größendimensionen zu konstatieren, die relative Einschränkung betrifft die entodermale Komponente der Urdarmwand, welche ebenfalls dem Primitivstreifen entstammt. Der ganze Urdarmstrang oder Kanal erscheint nur wegen der so mächtigen Entfaltung der übrigen, ectodermalen und entodermalen Teile einer Amphioxusgastrula entsprechenden Abschnitte der Keimblase so unansehnlich. In der dorsalen Urdarmwand herrscht aber dasselbe beengte Wachstum wie an der Amphioxusgastrula. Es kommt auch dieselbe Entlastung zustande, es entstehen Längsfalten, gleichviel, ob solid oder offen. Das immens gesteigerte, profuse Wachstum bedingt so intensive Zellenvermehrung, daß die Schranken des Epithels durchbrochen werden; nach beiden Seiten drängt das paraxiale Mesoderm hinaus, welches nun mit dem prostomalen Mesoderm, in seiner Ausbreitung behindert, in scharfe Konkurrenz zu treten hat. Bei Amphioxus ist es noch der Herr der Situation. Die allgemeine und spezielle Steigerung des Teilungswachstums, die treffliche Approvisionierung hat das profuse, überschäumende Wachstum der übrigen Urmundabschnitte ermöglicht, die, wenigstens z. T. proiblastisch, jenes mächtige prostomale Mesoderm liefern, welches erst durch die Art seines Wachstums zu diesem Keimblatte wird.

So bildet also — genau wie an der Amphioxusgastrula — die besondere Prävalenz des zur dorsalen Gastrulawand werdenden Sektors die letzte, intimste, anhaltendste und folgenschwerste Reaktion auf das Eiwachstum. Damit ist sozusagen der engste Kreis des einseitig prävalierenden Dauerwachstums gezogen. Lange bleibt diese subtile Prävalenz latent. Es entsteht eine Gastrula, die grobe Reaktion — der Primitivstreifen. Erst in der Art des Wachstums, in der gesteigerten, beengten, geschlossenen Proliferation des nach vorn vom Primitivstreifen abströmenden Materials und des darüber gelegenen Ectodermabschnittes kommt dann jene intime Reaktion zur Geltung, der die Chordonier ihre Existenz verdanken. Damit ist ein Ringen auf mehreren Seiten eröffnet, dessen nächste Etappen die z. T. von der Mesodermvermehrung unterstützte Auffaltung der Medullarwülste, die Ausbreitung und Gestaltung des Mesoderms, die Abfaltung der Chorda sind. Alles dies geschieht an gleichartigem,

zu minimal abgestuftem Teilungswachstum befähigtem Material. Wie sich dieses Ringen gestaltet, hängt von der beengenden Nachbarschaft, vom Grade der Wachstumsdifferenz und anderen, im Zellenstaate, in der Gesamtarchitektonik sich bietenden Entscheidungen ab. Nicht die frühzeitige Aktivierung von Anlagesubstanzen und organbildenden Qualitäten, sondern der durch die allgemeine Steigerung des Teilungswachstums und der durch das Eiwachstum als Begleiterscheinungen geschaffenen Prävalenzen, die Verfeinerung bedingte, größere Ausschlag der Prävalenzen und der raschere Ablauf der Reaktionen auf dieselben ist das für die Proigenesis charakteristische Moment.

Alle die geschilderten Erscheinungen und die weitere Entwicklung der Keimblätter zum Embryo spielen sich am Boden jener im Embryonalknoten entstandenen Höhlung ab, die somit zur bleibenden Amnionhöhle wird. Die großen Vorteile, welche diese frühzeitige Entstehung einer Taucherglocke für die Entwicklung bietet, liegen auf der Hand. Terrestrische Formen gewähren so den zum Embryo werdenden Abschnitten des Keimes schon frühzeitig jene — wenn auch noch immer beschränkte — Freiheit der Entfaltung, die innerhalb weiter und nachgiebiger Hüllen sich entwickelnde Anamnier in vollem Maße genießen. In dieser Hinsicht wären vor allem die Verhältnisse, die bei der viviparen *Salamandra atra* bestehen, zum Vergleiche heranzuziehen. — Die beträchtliche, rückenkonkave Krümmung, die bei Nagern, Affen und vorübergehend auch an menschlichen Keimen besteht, weist darauf hin, daß sich die prävalierende Dorsalseite, die axialen Gebilde bei ihrer Längenentwicklung trotz alledem die Freiheit des Wachstums erst erringen müssen. Der eminente Vorteil, den die frühzeitige Amnionbildung schafft, liegt vielmehr darin, daß dadurch ein Terrain der Uteruswand, welches bei anderen Placentaliern dem sich entwickelnden Embryo und den erst allmählich bei beengtem Längenwachstum entstehenden Faltenbildungen (Amnion) anliegt, nunmehr der Serosa, dem Trophoblast schon von den jüngsten Stadien an freisteht, und gerade dieser, in unmittelbarer Nachbarschaft des Keimlings insb. der Ursprungsstätte des prostomalen Mesoderms gelegene Abschnitt erscheint dadurch ganz besonders prädestiniert, die innigste Verbindung mit der ernährenden Uteruswand herzustellen, wobei das hier so mächtige prostomale Mesoderm in jeder Hinsicht eine leitende Rolle spielt. Im Bereiche der hinteren Emanationsstelle des prostomalen Mesoderms, rings um den sog. Bauchstiel, liegt die Wurzel der Placenta. So erscheint es denn begreiflich, daß diejenigen

Formen, bei denen die proiblastische Amnionbildung gelingt und nicht durch eine frühzeitige Ausdehnung der Keimblase wieder vereitelt wird (unter Ausbreitung und Abflachung des Embryonalknotens), bei denen ferner das prostomale Mesoderm so frühzeitig und mächtig entsteht, sich so frei und ungehindert zwischen dem winzigen Dottersacke und der Trophoblastschale ausbreiten kann, gerade die höchststehenden, die höchstgezüchteten sind. Die Affen und der Mensch zeigen diese Erscheinung in typischer Weise, sie hat nebst anderen, durch sie geförderten oder unabhängig von ihr erstandenen Bedingungen wesentlich zu einer so weitgehenden Ausnützung der intrauterinen Ernährung beigetragen. *Pteropus* und *Cavia* zeigen hinsichtlich der proiblastischen Amnionbildung ähnliche Verhältnisse, und die lange Reihe der Placentalier bietet alle möglichen Zwischenstufen regressiver Vorgänge dar und legt Zeugnis ab von der Labilität dieser Situation, die in erster Linie von der Menge und den osmotischen Druckverhältnissen der abgeschiedenen Flüssigkeit abhängt sowie vom Verhalten der Uteruswand. Richtungslos, in planlosem, spontanem Bauen, durchaus epigenetisch, unter dem Zwange allmählich sich stabilisierender, günstiger Bedingungen, bei vorteilhafter Konstellation und Sukzession derselben wurde die proiblastische Amnionbildung auf verschiedenen Wegen erworben. Wird sie beständig, dann ist mit wenig Zellen schon im groben Geäste des Zellenstammbaumes eine Sonderung vollzogen und ein Werk angelegt, welches bei späterer Amnionbildung von Hunderten von Zellen langsam geliefert wird. Deshalb dürfte es sich empfehlen, den Embryonalknoten als Embryoamnioblastem zu bezeichnen. Es entspricht dem innerhalb der Firste der Amnionfalte eines Sauropsiden gelegenen Teiles der Germinalschicht. Ob die frühzeitige Amnionbildung gelingt oder nicht, es bildet stets den Embryo und das Amnion — bei Nagern sogar noch mehr, nämlich den Ectoplacentarkonus. So sagt also der Ausdruck Embryonalknoten zu wenig und schafft falsche Vorstellungen; mit dem Ausdrucke Embryoamnioblastem soll indes durchaus keine besondere, durch irgendwelche Spezifika und mystische Qualitäten bedingte Sonderung oder spezifische, qualitative Determination gemeint sein. Ist dieser Zellenkomplex aber einmal gesondert, dann ist ihm unter erfahrungsgemäß zu erwartenden Bedingungen der Weg zu anderen Leistungen wie abgeschnitten, der Zellenstammbaum hat sich in definitiver Weise verästelt.

So erscheint uns denn der Blastoporus VAN BENEDEN's nun tatsächlich als ein Amnioporus; es handelt sich um die Verschluß-

und die Abschnürungsstelle des Embryoamnioblastems, wobei die Art und Weise, wie sich dies vollzieht, ganz und gar an die Obliteration eines Urmundes erinnert. Daß nicht ein Urmundnabel, sondern ein Amnionnabel zustandekommt, ist lediglich die Folge von begleitenden Bedingungen insb. der Art und Weise, wie der Zellenkomplex untergebracht, ernährt und verwöhnt wird. Daß also die im Embryoamnioblastem entstehende Höhle zur Amnion- und nicht zur Urdarmhöhle wird, ist vornehmlich, namentlich in phyletischer Hinsicht, dem Zwange äußerer Bedingungen zuzuschreiben.

So wie bei den Echiniden und Enteropneusten der Grund des Urdarmes in der Architektonik des Ganzen zu besonderen Leistungen befähigt ist, Cölomblasen und das Wassergefäßsystem bildet, wie der dorsale Urdarmabschnitt bei Cranioten unter anderen Bedingungen ein intensives Wachstum nach vorn zeigt und mit dem Ectoderm den unsegmentierten vorderen Kopfabschnitt liefert, so zeigt auch der Grund, die Bodenschicht der Amnionhöhle eine ganz besonders gesteigerte Wachstumsintensität. Langsam und träge, aber andauernd und ausgiebig, wie ein Lasthebel arbeitend, tritt das Embryonalschild hervor, ein winziges Gebiet in der großen Keimblase, und in diesem Gebiete ist wiederum ein winzigstes Areal unter besonderen Bedingungen dazu befähigt, durch intensivstes Wachstum die Hegemonie über das Ganze an sich zu reißen und dieses auszubeuten, einen Embryo zu liefern. Wer weiß, was geschehen würde, wenn selbst noch während des Auftretens des Embryonalschildes und des Primitivstreifens der Keim dem Freileben überantwortet werden könnte und dieser noch anpassungsfähig genug an längst überholte primitive Lebensbedingungen wäre, wenn die noch nicht festgesetzte Blase sich mit Cilien bedecken, der Amnioporus sich wieder öffnen, die Amnionhöhle wieder als Urdarm fungieren, sich ausdehnen und durch rasches Wachstum des Urdarmes jene Prävalenzen der Bodenschichte seines Fundus in ganz anderer Weise zum Ausgleich kämen, der Primitivstreifen vielleicht zu einer Mesenchymproduktionsstätte, wie bei Asteriden und Crinoiden, würde? Es brauchte wahrhaftig nur ein wenig Anpassungsvermögen, ein wenig Stählung im Kampfe ums Dasein und Freizügigkeit, um unter dem Zwange anderer äußerer Bedingungen aus dem an treffliche Ernährung und glänzende Existenzbedingungen gewöhnten Säugerkeime uralte primitive Formen zu machen und VAN BENEDEN's Blastoporus wieder volle Geltung zu verschaffen. Wir haben keine Münchhausniade erzählt — was sich bei einem solchen historischen Experimente voll-

ziehen würde, unterscheidet sich nur graduell von jenem, auf Helgoland von Herbst gefundenen *Echinus miliaris*, der statt zum Pluteus zu werden, eine uralte Gastrulaform mit äquatorialem Wimperkranze bei ganz anderer Verwendung des Zellenmaterials wiederholt und als solche weitergelebt hat. Man hat diese minutiöse Schwächung des allgemeinen Wachstums, die an gewissen Labilitätslagen versagt und das Einfachere wählt, als Mißbildung bezeichnet, was wohl nur vom klassifizierenden Standpunkte zu rechtfertigen ist. Der Unterschied im Vergleich mit dem unter normalen Bedingungen sich Vollziehenden mag groß und in die Augen springend sein; wer aber den Einfluß äußerer und innerer Bedingungen auf die Entwicklung und die Verwendung des Zellenmaterials sowie die Wucht der Epigenesis richtig einschätzt, die lawinenartig sich vergrößernden Folgen minimaler Bedingungsänderungen sich stets vergegenwärtigt, sich die Beobachtungen und Erfahrungen der vergleichenden Anatomen, der Zoologen, Botaniker, der Züchter und Gärtner zunutze macht, die unzähligen Versuche, welche die Natur bei ungestörtem Geschehen und künstlich gezwungen präsentiert, beachtet, wird die Möglichkeit, daß auch ein Säugerkeim, wenn seine Einzelzellen unter primitiveren, uralten Bedingungen existenz- und anpassungsfähig wären, ganz etwas anderes leisten, seine Wachstumsdifferenzen in ganz anderer Weise austragen könnte, nicht leugnen können. Es ist aber für die gesamte Chordonierreihe charakteristisch, daß die durch das Eiwachstum geschaffenen, einseitigen Prävalenzen zu gesteigertem Teilungswachstum der Abkömmlinge eines Teiles des Zelleibes stets unter solchen Bedingungen zur Entfaltung und zum Ausgleich kommen, daß jene Längsfalten eines Gastrulasektors erstehen, die den Chordoniertypus, diese eigenartige Hegemonie der Dorsalseite, begründen. Die züchtende Auslese hat diesen einzigen Weg zur Erreichung höherer Organisation freigehalten. Ob relativ frühzeitig oder spät und überholt von proiblastischem prostomalem Mesoderm, ob an der kleinen Amphioxusgastrula oder am meroblastischen Anamnier- und Amniotenkeim oder aber am freiliegenden Embryonalschilde oder im Grunde der proiblastisch entstandenen Amnionhöhle der Primaten, — stets hat der Zwang uralter, sich als einfache Begleiterscheinungen des Eiwachstums, beständig und unumgänglich, spontan ergebender Prävalenzen und Dispositionen zu gesteigertem Wachstum unter bestimmten Neben- und Außenbedingungen zur Folge, daß die Reaktionen im wesentlichen in derselben Weise die Chordonierorganisation begründen. Auch die Proigenese bedeutet

nur eine Beschleunigung dieser Reaktionen, indem sie das auf verschiedenen Seiten losbrechende Ringen der Zellengruppen kompliziert und in anderer Weise kombiniert. — So wirken also die Vorteile, welche die Proigenesis bietet, auf die Geschlechtszellen des durch sie in der Entwicklung so sehr geförderten Somas und sichern die Wiederholung dieser Erwerbe und Errungenschaften.

Die Proigenesis soll ja nicht von teleologischen Gesichtspunkten aus beurteilt werden, sie stellt sich ebenso spontan und blindlings als eine Reaktion auf Prävalenzen im Eiwachstum und epigenetisch sich ergebenden Förderungen und Bedingungen ein wie die Entwicklung der übrigen Formationen, welche z. T. auf diese Weise überholt werden. Die Proigenese bedeutet lediglich ein durch die Gunst der Verhältnisse, die Konstellation äußerer und innerer, allgemeiner Entwicklungsbedingungen ermöglichtes, frühzeitiges Eintreten von speziellen Sonderungen und Reaktionen, welche im einfachsten Falle bereits durch eine lokal intensivere Assimilation, durch eine Erhöhung des Teilungstempos oder durch intensiver wirksame Beengung prävalenter Abschnitte gefördert wird. Es bestehen somit ursächlich lediglich graduelle Unterschiede, vornehmlich in der Schnelligkeit der Entwicklung, in der Folge der sich epigenetisch ergebenden Bedingungskette des Geschehens. Es handelt sich nicht etwa um die frühzeitigere Abspaltung und Aktivierung von Anlagesubstanzen einer mystischen Erbmasse, eines fiktiven Erbgutes, sondern alle Befähigung der Keimzelle besteht in einem bescheidenen, unicellulären Rahmen. Alle Erscheinungen sind formal-analytisch auf diese Note zu bringen; es ist zu verfolgen, wie sich das Ringen der Zellen und Zellenkomplexe von allem Anfange an intensiver gestaltet und sich schon frühzeitig unter bestimmten Außenbedingungen auf mehreren Linien verzweigt. Wie immer sind bei der formalen Analyse dieser Erscheinungen nicht einzelne Stadien und Etappen des Ringens willkürlich herauszugreifen; dasselbe ist in seiner ganzen Kontinuität und Wucht von den richtunggebenden Ausgangssituationen aus zu verfolgen — namentlich, da es in so beschleunigtem Tempo erfolgt, — wenn die Bedingungen der Entstehung der Formationen und Organe in ihren Wurzeln erkannt werden sollen.

Die Proigenesis ist eine Begleit- und Folgeerscheinung der besonderen Steigerung unicellulärer Fähigkeiten der Keimzellen und der günstigeren äußeren Entwicklungsbedingungen, — insbesondere aber der Veranlagung zu gesteigert ungleichem Wachstum, sie ist eine lediglich durch den Vergleich ermittelte Erscheinung von klassi-

fikatorischer Bedeutung. Die Embryonalentwicklung arbeitet zwar mit denselben Mitteln, die sie aber viel intensiver, rascher und ergiebiger ausbeutet als die freie Entwicklung, welche sich sozusagen in voller Verantwortung, in stetem schwerem Kampfe ums Dasein vollzieht. Der treffliche, andauernde und gleichmäßig versorgte Keim, der seine Reserven in immer steigerndem Maße beanspruchen kann, entwickelt und entfaltet — sofern ihm dieselben nicht hinderlich sind — viel behender und universeller seine cellulären Fähigkeiten. Das überschäumende, stürmische, manchmal geradezu personifizierbare Wachstum kennt keine Schranken, es überwindet spielend alle Hindernisse. Schon im groben Geäste des Zellenstammbaumes beginnt das Ringen, es treten Wachstumsdifferenzen auf, die viel größere Ausschläge ergeben, in ihren Wirkungen viel anhaltender und folgenschwerer sind als die erst in späteren Stadien an einzelnen Komplexen stattfindenden derartigen Erscheinungen. So kommen schon frühzeitig Sonderungen und Formationen zustande, die im Freileben entweder gar nicht oder mit großen Schwierigkeiten zu erringen sind. Wir dürfen nie vergessen, daß die Hegemonie der Derivate des D-Quadranten der Anneliden und Mollusken oder jener der dorsalen Gastrulawand der Chordonier sowie der gewaltige Erwerb der Craniogenese das Werk der Embryonalentwicklung sind, dessen gegenwärtige Vollendung in der Phylogenese proiblastisch gefördert wurde.

Die für die phyletische Progression ungemein vorteilhaften und bedeutsamen Erscheinungen der Proigenese sind die hochgezüchteten Extreme zeitlicher Verschiebungen, die unter dem beständigen Wechsel der Bedingungskonstellation und -sukzession zustande kommen. Ihr Erwerb wird durch den Vergleich der Entwicklungsgrade der Organe aufgedeckt, welcher von Oppel und Keibel zur Ermittlung „die Bindungen der einzelnen Organanlagen“ und zur Lösung der „Frage von der Korrelation in der Entwicklung der Wirbeltiere angestrebt“ wurde. Dies wird jedoch erst gelingen, wenn die Bedingungen, unter denen die Organisation zustande kommt, wenn das epigenetische Prinzip der Entwicklung erkannt ist. — Der ausgebildete Organismus mag hinsichtlich der Beziehungen seiner einzelnen Organe mit dem Getriebe einer Maschine verglichen werden, wobei stets das physiologische Moment des Zusammenarbeitens im Vordergrunde steht. Die Entwicklung aber sollte mit einem so starren, vollendeten, geschlossenen, nur in engen Grenzen variierbaren Systeme nicht verglichen werden, sie

gleicht, wie wir oben ausgeführt haben, der allmählichen und zwar epigenetischen Entstehung eines großen Fabriketablissements, in dem weitestgehendste Arbeitsteilung und reiche, vielseitige Produktion herrschen. Strengste gegenseitige Abhängigkeit in der Entstehung aller Formationen ist das Charakteristikum der Entwicklung; mag auch die bereits entstandene Formation in ihrer weiteren Ausbildung zum Organ ein paar kleine Schritte in einer gewissen, doch stets beschränkten Unabhängigkeit tun, die den Eindruck der Selbstdifferenzierung erwecken, alsbald wird die Abhängigkeit wieder in engere Schranken treten, wenn auch nicht in so auffälligem Maße wie bei der ersten Entstehung aller Formationen. Die Verfolgung des Ringens, der Vergleich mit dem Ringkampfe tritt bei der formbildenden Austragung der Wachstumsdifferenzen doch markant genug hervor. Die epigenetische Fortsetzung des Ringens, die Nachspiele, welche sich aus jenen fundamentalen, in der Polarität und Bilateralität des Eibaues bedingten Differenzen ergeben, lehren deutlich genug das Abhängigkeitsverhältnis, welches bei der differenzierenden Auslese und Anpassung ganz besonders in Erscheinung tritt.

Es entspricht daher nicht den Prinzipien der Epigenese, wenn behauptet wird, daß die Entwicklung „aus einer Reihe nebeneinander ablaufender Prozesse besteht, die durch phylogenetische Beziehungen geregelt sind", wenn die „Austeilung der organbildenden Bezirke" als ein selbständiger Vorgang aufgefaßt wird. Die „Regelung durch phylogenetische Beziehungen" muß näher analysiert werden, wenn der Schwerpunkt auf dieses zurückliegende Gebiet verlegt wird. Die Art und Weise, wie die Organe von den rezenten Formen erworben werden, gibt, wenn das Problem an seiner Wurzel erfaßt und vom Wachstum der Eizellen ausgegangen wird, bereits erschöpfende Anhaltspunkte, um die „Regelung durch phylogenetische Beziehungen" zu definieren. Die Art des Eiwachstums, die im polar bilateralen Eibau begründete Veranlagung zu Wachstumsdifferenzen und der bei höheren Formen vom Muttertiere bestimmten äußeren Entwicklungsbedingungen, die celluläre Konstitution, der Chemismus der Geschlechtszellen, in welchem sich jener des ganzen Somas, dem sie entstammen, widerspiegelt, alle diese im Ringen entscheidenden Momente repräsentieren die phyletischen Beziehungen, das Erbe der Vergangenheit, welches die Entwicklung in ganz bestimmte Bahnen lenkt, den Erwerb während der Entwicklung vorschreibt. Dabei ergibt sich allerdings nichts, was als Bindung zwischen vorgebildeten „Organanlagen" oder als „Fernwirkung" zwischen solchen erscheinen

könnte. Die Wechselbeziehungen im Ringen sind die wichtigsten „Bindungen“. Der epigenetische Erwerb beruht von allem Anfange — von jener richtunggebenden Ausgangssituation im Ringen an auf strengster gegenseitiger Abhängigkeit der zu verschiedenem Wachstum befähigten Kontrahenten, deren Ringen sich bei beständiger Vermehrung — nur darin hinkt der Vergleich — auf viele sich verzweigende Linien fortpflanzt, so daß immer mehr Zellenkomplexe zugleich und auch gegenseitig abhängig miteinander ringen. Gerade diese letzteren Beziehungen sind es, die in der Embryonalentwicklung, bei mangelnder organfunktioneller Beanspruchung der Zellenkomplexe, allmählich etwas gelockert werden, so daß in morphogenetischer Hinsicht die einmal entstandenen Formationen eine gewisse, aber durchaus nicht uneingeschränkte Selbständigkeit erlangen. Starre Außenschranken umfassen sozusagen das variierbare Geplänkel der einzelnen Zellenkomplexe und Formationen.

Die formale Analyse ermittelt also die Entstehung der Einzel- und der Gesamtbindungen zwischen den sich verzweigenden, im Wachstum ringenden Zellenkomplexen, die in ungleichem Wachstum die Formbildung immer mehr spezialisieren. Es bestehen Bindungen in den Beziehungen und den Bedingungen, es bestehen Korrelationen der Bedingungen, des Wachstums und der Differenzierungen; es ist der Erwerb des Bedingungskomplexes der Entwicklung festzustellen, wobei diese Korrelationen offenkundig werden. Von „Organanlagen“ sollte in diesem Belange nur cum grano salis gesprochen werden; es ist die Konstellation der Bedingungen des Zustandekommens solcher Effekte zu prüfen und bei den verschiedenen Formen in ihrem zeitlichen Eintreffen zu vergleichen. Blindlings, spontan als der Effekt der sich sukzessive, manchmal geradezu gelegentlich (um nicht zu sagen zufällig) einstellenden Sukzession der Bedingungskette, als Reaktion auf solche Bedingungen, in Anpassung an ungünstige Umstände und unter Ausnützung günstiger Gelegenheiten schreitet das Wachstum auf allen Linien des Ringens unaufhaltsam vorwärts und schafft die Anlagen der Organe. Was so zustande kommt, sind noch indifferente Formationen, die zu allem möglichen fähig wären und über deren Schicksal erst die Epigenesis entscheidet. Der Epigenetiker bringt der übersichtlicheren Darstellung und raschen Orientierung in der Schilderung der Befunde ein schweres Opfer, wenn er die in so strenger Abhängigkeit entstandenen Formationen bereits in einer der erfahrungsgemäßen späteren Verwendbarkeit und Organfunktion Rechnung tragenden Weise be-

zeichnet, der Epigenesis vorgreift, den Anschein einer Determination erweckt. Was würde z. B. aus einer kleinen Leberbucht werden, wenn der Blutstrom abgeleitet und die in Anpassung an die prächtige Ernährung hervorgesproßten Knospen sozusagen im Trocknen liegen würden? Sicherlich keine Leber. Die Anlage repräsentiert also nur einen Komplex von Vorbedingungen zum Erwerbe. In den Ermittlungen der Bedingungen solcher Art liegt der Schlüssel zum Verständnis der Korrelationen, deren Analyse der Deskription erst die wissenschaftliche Dignität verleiht, die Vollendung der formalen Analyse bedeutet.

Wenn nun z. B. „Auge, Ohr und Nase“ sich in ihrem Entwicklungsgrad zu bestimmter Entwicklungszeit untereinander nahestehen und eine „besondere zeitliche Konstanz zeigen“, so ist dies a priori noch kein Beweis für ihre gegenseitige Korrelation. Erst müssen die Bedingungen für die Entstehung dieser Formationen erkannt werden, die auf gesteigertes und beengtes Wachstum, auf günstige Situationen und Gelegenheiten in einer gewissen Etappe der Craniogenese zurückzuführen sind, und dann ergibt sich erst der Kausalkonnex, die Gemeinschaft in der zeitlichen Erreichung der Reaktionsschwelle von Wachstumsdifferenzen, welche bei diesen drei Formationen die Einbuchtungen der Epithelblätter, die Grübchenbildung an der freien Seite auslösen. Sobald dieser kritische Moment überwunden ist, bringt die Fortsetzung des Wachstums, des Ringens auf den neu eröffneten Bahnen in strenger Abhängigkeit jene Formationen zuwege.

Was z. B. die Entstehung der Riechplatte oder, richtiger gesagt, der unter den sich weiterhin epigenetisch ergebenden Bedingungen zum Riechepithel werdenden Ectodermplacode am Vorderkopfe anlangt, so ist mit dem bloßen Hinweis auf das zeitliche Zusammentreffen mit der „Bildung des Auges“ noch nichts erklärt. Es wäre darauf hinzuweisen, daß durch das Vortreten der Augenblasen, d. h. mit dem Beschreiten eines seitlichen Ausweges von seiten der vorn im weiteren Wachstum beengten Hirnplatte und bei der unter weiterer Ausnützung dieser Gelegenheit zur Abschnürung führenden Augenblasenbildung zwischen diesen Ausladungen und dem Vorderhirnbläschen eine tiefe Furche, manchmal ein freier Raum entsteht. Über diesen schlägt sich das Ectoderm hinüber. Wenige freie neurogene Mesodermzellen sammeln sich, von oben her kommend, als äußerste Glieder einer sich vorwälzenden Phalanx in diesem Zwischenraume an. Das allenthalben auf Gelegenheit zum Hervor-

brechen lauernde Wachstum benützt sofort diese Situation, die im epigenetischen Werdegang entstanden ist, was zunächst zu einer zirkumskripten Verdickung bei äußerster Oberflächenausnützung führt. Die basale Oberfläche wölbt sich dann halbkugelig in jenen Raum, die gegebene Konvexität vergrößernd, vor und füllt diesen mit den freien Mesodermzellen alsbald aus. Damit ist ein kritischer Punkt im epigenetischen Ringen überwunden, eine neue Situation ist erstanden. Auch der weitere Weg des Wachstums, die Bildung des Riechgrübchens und Riechbläschens ist damit bereits im groben abgesteckt. Daß aus jener Epithelplatte das Geruchsorgan wird, entscheiden die in der Fortsetzung des ringenden Wachstums sich diesem ergebenden Bedingungen. Eineiige Zwillinge, alle Fälle von Duplicitas anterior, seien sie nun auf natürliche Weise entstanden oder künstlich erzwungen, bilden, sofern sie in den frühzeitig eintretenden Bedingungen ihrer Entstehung erkannt sind, willkommene Triangulierungspunkte für dieses Geschehen. Sie lehren, daß weder das Idioplasson noch das Reserveidioplasson ein mystisches Heinzelmännchenspiel aufgeführt haben, sondern daß es sich um simple Reaktionen auf epigenetisch erstandene Situationen des Wachstums, in letzter Linie auf die in Beengung entstandene, vordere Verbreiterung der Hirnplatte handelt.

Hinsichtlich der Entstehung der Riechplatte besteht ein auffälliger Parallelismus mit der Entstehung der Linse. Unter dem Zwange gleicher, letzter Bedingungen kommen ganz ähnliche Formationen zustande, die nur graduell und durch ihre weitere Verwendungsweise, durch die folgenden Glieder des Bedingungskomplexes sich voneinander unterscheiden. Sobald die Augenblasen als seitliche Ausladungen der vorn sich anstauenden Hirnplatte oder des Hirnrohres eine gewisse Größe, eine Kugelgewölbekonstruktion erlangt haben und nach außen und hinten zu in Ausnützung des einzigen freistehenden Auswegs, in strenger Anpassung an die Umgebung vorgewachsen sind, indem sie das Ectoderm vortreiben und zum Mitwachsen anspornen, kommt früher oder später eine ähnliche Situation zustande wie an einer innerhalb enger Eihüllen gastrulierende Blastula. Es kommt in Beengung durch das vorgetriebene Ectoderm zu einer Abplattung der rasch wachsenden Blase, und am Scheitel, an der Stelle der Beengung durch das ihr dicht anliegende Ectoderm entsteht eine der vegetativen Platte der Amphioxus blastula entsprechende Formation. In äußerster Raumausnützung wird die am meisten beengte laterale Wand der Augenblase immer

höher, mehrzeilig, und zugleich wird der freistehende Ausweg nach innen, in den Blasenhohlraum, immer breiter betreten. Auf diese Weise werden die Schranken, die sich bei freier Vorwölbung ergeben haben, umgangen. Die Verdickung nimmt zu und führt zur Bildung einer Eindellung, einer Gewölbekonstruktion. Sobald dieser Ausweg beschritten ist, geht die Vertiefung der Delle, die Bildung des Augenbechers und der Becherrinne unaufhaltsam weiter. Dadurch wird nun aber das die Augenblase behindernde Ectoderm — wie dies namentlich an Amphibienembryonen besonders klar zu verfolgen ist — dessen Widerstand die Bedingung der Invagination geworden ist — eine freie, unbedeckt vortretende Augenblase würde sich wohl nie invaginieren können — entlastet. Genau so wie nun zwischen den Augenbechern und dem Vorderhirnbläschen nützt auch an dieser Stelle das Wachstum die frei gewordene Gelegenheit prompt aus; sozusagen ex vacuo erfolgt eine zirkumskripte Proliferation; das Epithel wölbt sich gegen die Becherbucht vor, und genau so wie an vielen anderen derartigen Situationen führt der weitere Weg zur Bläschen- oder Knotenbildung und schließlich zur Abschnürung. Wiederum lehren Fälle von Duplicitas anterior, in denen minutiöse, zum Teil grobmechanisch zu erzwingende Abänderungen der Einheitsentwicklung, eine Bifurcation der Längenentwicklung geschaffen haben, oder Fälle von Cyclopie, daß das Material als solches, auch im Neurulastadium, in keiner Weise zu jenen Leistungen spezifisch determiniert sein konnte. Wir können leider nicht die Linsenplatte und die Riechplatte vertauschen, auch nicht das noch flache Ectoderm vor Beginn jenes Ringens, vor Eintreten jener günstigen Situationen transplantieren, um zu allem Überfluß auch noch experimentelle Beweise für diesen speziellen Fall des epigenetischen Charakters jener Entscheidung über die Entstehung, das spätere Wachstum und die Verwendungsweise der Formationen zu erbringen. Auch nicht besondere Berührungs- oder „formative Reize", sondern das epigenetische Eintreten einer günstigen, z. B. durch Entlastung bedingten Gelegenheit zu lokalem Wachstum schafft die Formation. In jener Situation ist lediglich das betreffende Glied im Bedingungskomplexe in der epigenetischen Sukzession der Bedingungen zustande gekommen, erworben worden, wodurch der Fortgang des ringenden Wachstums geleitet wird. Nicht die Beschaffenheit des Materiales, sondern die Konstellation, die Bindungen der Bedingungen des Wachstumes entscheiden über die Leistung des in jenen Zuständen noch vollkommen indifferenten, auch anderweitig in

vollendeter Weise anpassungsfähigen und verwendbaren Materiales. Von solchen Gesichtspunkten aus muß der Vergleich der Entwicklungsgrade der Organe zunächst durch exakte Analyse an den einzelnen Formen begründet und dann die Variationen der Konstellation des zeitlichen Eintreffens der Bedingungen, der Situationen des Ringens in der Wirbeltierreihe ermittelt werden. Ehe aber an den einzelnen Species unter Berücksichtigung der Erscheinungen bei Miß- und Doppelbildungen der Bedingungskomplex des normalen Geschehens ermittelt ist, kann der weitere Vergleich nicht auf solider Basis durchgeführt und weitere Trangulierungspunkte nicht mit vollem Vorteil verwertet werden. Es bedeutet einen waghalsigen Umweg, wenn erst durch den Vergleich der Entwicklungsgrade die Bedingungen, unter denen die Organe entstehen, ermittelt werden sollen; dies muß für die einzelnen Formen bereits in den Grundzügen vollendet sein, ehe sie einander gegenübergestellt werden. Der Vergleich, die Ermittelung der Variabilität der Bedingungen und Reaktionen, die immer wiederkehrende Formbildungen schaffen, kontrolliert und erweitert jene Ermittelungen insofern, als die Nebenerscheinungen und -bedingungen schärfer von den die Gestaltung bestimmenden Kardinalbedingungen gesondert werden können, die nicht unumgänglich nötige Beeinflussung des Geschehens durch die ersteren ermittelt wird. Erst muß ein Versuch in seinen Prinzipien festgestellt sein, ehe er variiert werden kann — und was im Vergleiche der Entwicklungsgrade der Organe sich darbietet, sind doch nur mannigfache Varianten von Kardinalversuchen, welche die Zuchtwahl als vorteilhaft und tauglich auserlesen hat.

Wie weit die rein empirische Zusammenstellung, der wahllose Vergleich der zu gleicher Zeit, nebeneinander ablaufenden Vorgänge führt, ist daraus zu ersehen, daß z. B. der Schluß des Amnions mit der Allantoisbildung in eine „kausale Beziehung“ gebracht wurde (Oppel). Dem die Bedingungen des Geschehens analysierenden Epigenetiker kann dies gar nicht in den Sinn kommen. Ehe Amnion und Allantois auf ihre Entwicklungsgrade, ihre „Bindungen“ untersucht werden, müssen doch die Bedingungen ihrer Entstehung bekannt sein. Es muß erkannt sein, wie unter den allgemeinen Bedingungen des im Eibau begründeten gesteigerten Wachstumes eines mittelständigen Keimschildes an freiliegenden, eine ganz flache Kalotte bildenden Keimscheiben die Beengung des Längenwachstumes der dorsalen Gastrulawand besteht. Die Betrachtung dieser Situation zeigt dann, wie die dorsale Gastrulawand das Hindernis umgeht, wie

zuerst vorne ein halbmondförmiger Faltenwurf in der extraembryonären Region zustandekommt, der durchaus passiv entsteht, eine Erlösung und Befreiung für das Längenwachstum der Dorsalseite bedeutet. Die in strengster Abhängigkeit entstandene Falte kann dann unter Ausnützung der Gelegenheit zu freiem Wachstum selbstständig weiterwachsen, sich exzentrisch schließen und wird bei manchen Formen durch einen ebenso passiv und abhängig entstandenen Faltenwurf an der Hinter- (späteren Ventralseite) ergänzt. Auch die Entstehung dieser Formation ist in letzter Linie auf das beengte Längenwachstum der dorsalen Gastrulawand und zwar der hinteren, teloblastischen, die sich segmentierende Körperzone verlängernde Terminalstrecke der Dorsalseite zurückzuführen. Diese drängt, nach hinten beständig zurückweichend, den Rest des Primitivstreifens vor sich her und erzwingt so durch dessen Vermittlung jenen Faltenwurf in der Area extraembryonalis, überwirft schließlich den Primitivstreifenrest, der so zur ventralen Wand des Schwanzdarmes wird. So sprengt das intensive Längenwachstum der dorsalen Gastrulawand allmählich die Fesseln, welche die flache Anordnung der Keimscheibe (Gastrulawand) bedingt, indem sie die Amnionfalten und zugleich mit dieser die vordere und hintere Darmpforte schafft. Andere Bedingungen bestimmen es, wann diese Auswege und in welcher Breite sie betreten werden. An der so entstehenden vorderen und hinteren Darmbucht herrscht dann, wie an der ebenso passiv entstandenen Amnionfalte, reges Wachstum, dem durch diesen Prozeß neue Wege eröffnet sind. Es werden nun die Bedingungen ermittelt, welche diesem Wachstum in der vorderen Darmbucht den Weg zu beiden Seiten, die Bildung der Schlundtaschen anweisen, deren Entstehung durch beengtes und gesteigertes Wachstum sie in einen gewissen Parallelismus mit der Fältelung und Segmentierung des paraxialen Mesoderms bringt. Es wird darauf hingewiesen, daß die hintere Darmbucht ebenfalls, jedoch ohne Sekundärfältelung den Ausweg nach beiden Seiten ergreift und zwei mächtige, sich aber nicht weiter gliedernde seitliche terminale Ausladungen schafft und zugleich bei vielen Formen am Boden der hinteren Darmbucht ein dritter Ausweg betreten wird, womit die zur Allantois werdende Aussackung entsteht. Das Wachstum lauert doch überall auf sich epigenetisch ergebende Gelegenheiten, um hervorzubrechen. Dabei ergibt sich, daß sowohl die Entstehung der hinteren Amnionfalte, Darmpforte wie der Allantois von einer gemeinsamen Bedingung abhängig sind, vor deren Erfüllung das beengte Längenwachstum des Keimes nicht diese Entlastung des

freien Vorwachsens nach hinten gewinnen kann: es muß das prostomale Mesoderm bereits ein Cölom gebildet haben und damit eine Entspannung, eine gewisse Nachgiebigkeit und Freizügigkeit in der Area intermedia gewährleistet sein. So mächtig ist das Andrängen nicht, daß hinten ein Proamnion gebildet wird, wie bei den viel dringlicheren und intensiveren Vorgängen am Vorderende. Also ohne Cölom keine hintere Amnionfalte, keine hintere Darmpforte und auch keine von der hinteren Darmbucht (also der Subgerminalschicht) oder vom Primitivstreifen aus freizügig vorwachsende Allantois! Daraus ergibt sich, daß die Allantoisbildung von der Entstehung der hinteren Amnionfalte ganz unabhängig ist. (Die vordere Amnionfalte und der Amnionschluß kommen überhaupt nicht in Betracht.) Wenn nur ein Cölom im prostomalen Mesoderm vorhanden ist und eine hintere Darmpforte entsteht, die ausgebuchtet werden kann, so wird bei reichlichem Wachstum auch die Allantois entstehen. Der Wachstumsausgleich im Ectoderm kann auch ohne Bildung der hinteren Amnionfalte erfolgen. Wir sind auf die experimentelle Bestätigung dieser formalanalytischen Deduktion nicht angewiesen. Die Entwicklung der Schildkröten und Hatteria erbringt ihn. So deckt also die formale Analyse die wichtigsten Bindungen der Beziehungen auf. Diese Bindung besteht insbes. auch für diejenigen Fälle, bei denen die frühzeitige Ausweitung des im prostomalen Mesoderm entstehenden Cöloms, welches auch dem hinteren Primitivstreifenende, d. h. dem freiliegenden Entodermmassiv selbst, Gelegenheit gibt, vorzuwachsen. Namentlich bei Formen mit langgezogenem zentralen Urdarmfelde (Primitivstreif) erscheint dessen Wachstumsintensität besonders deutlich auf das Vorder- und Hinterende konzentriert, insbes. aber am Vorderende. Ein der Urdarmbildung analoger Prozeß spielt sich indes — allerdings unter anderen Nebenbedingungen und daher auch mit anderen Folgen — am Hinterende des Primitivstreifens ab. In solchen Fällen braucht die hintere Darmbucht gar nicht vorhanden zu sein, wenn nur das Cölom offen ist; meist beginnt indes um diese Zeit ihre abhängige Entstehung, wodurch das Cölom erweitert wird. Saurierkeime, die in diesen Stadien die Primitivplatte zum Primitivstreifen eingeengt zeigen, ferner unter den Placentalierkeimen z. B. die Nagetiere, auch das Schwein, bilden recht deutlich jene kolbenförmige, frei ins Cölom oder auch wandständig vorwachsende Knospe aus, welche von der schon von vorneherein am Ursprunge verdickten Cölomwand umgeben wird und die echte entodermale Allantois darstellt. Sie entsteht in der

Regel solid, höhlt sich dann genau so wie der aus dem Vorderende des ursprünglichen Primitivstreifens hervorgesproßte Urdarmstrang aus, bzw. gewinnt eine Gewölbekonstruktion, worauf dann ein Durchbruch gegen die hintere Darmbucht eintritt. Durchbrüche können aber auch in cenogenetischer Weise gegen das Cölom und gegen die Amnionhöhle hin erfolgen, spontan und planlos, wie alles, sind aber nicht von Dauer. — Minimale, durch die Ungunst der übrigen Bedingungen vereitelte, blinde Anläufe in dieser Hinsicht zeigen fast alle Formen mit Primitivstreifen, indem die bekannten hinteren Verlängerungen derselben zustande kommen, welche indes nicht ins Cölom vorragen, daher auch keine Allantois bilden. Eine minimale Steigerung des Wachstums am hinteren Primitivstreifenende (nach Bildung des prostomalen Mesoderms, des ersten großen Abflusses beengten Wachstumes) könnte wohl auch bei diesen Formen eine entodermale Allantois schaffen. Es hängt ganz von dritten Bedingungen ab, ob die gemeinsame Gelegenheit zur Entstehung von Amnion und Allantois auch gleichzeitiges Auftreten und gleichmäßige Weiterentwicklung bedingt, so daß auch dieses, sich erst epigenetisch ergebende Moment in Erwägung zu ziehen ist, ehe Kalkulationen über die „kausalen Konnexe“ der beiden Erscheinungskreise angestellt werden. Gleichzeitig, selbst nebeneinander auftretende Formationen müssen also durchaus nicht in gegenseitiger Abhängigkeit entstehen, sie können aber von einer gemeinsamen Bedingung abhängen. Gerade bei der Erörterung über die Entstehung jener doch ganz und gar von den Vorgängen der Embryonalentwicklung abhängigen Formationen des Amnios und der Allantois erweist es sich als zweideutig, wenn von einer „Anlage der Allantois“ und des „Amnios“ gesprochen, sei es, daß damit der Vorgang oder das Substrat gemeint wird, und nach Bindungen zwischen diesen doch in so strenger Abhängigkeit entstehenden „Organanlagen“ gefahndet wird. Unter der von einem teleologischen Beigeschmack nie freizubekommenden „Anlage“ solcher Organe kann sich der Uneingeweihte so vieles Ungereimtes vorstellen, daß es doch vorzuziehen ist, von der „Entstehung“ dieser Formationen zu sprechen und den epigenetischen Erwerb der Bedingungen dieses Geschehens zu analysieren. Jene Knospe muß doch erst zur Allantois werden. Ganz und gar abhängig, ohne Aktivierung von Anlagesubstanzen, planlos, blindlings wie jene Durchbrüche, schafft sie das lauernde Wachstum. Beim Vergleich der Schildkröten- und Opossumentwicklung zeigt sich ganz deutlich, von welchen Bedingungen es abhängt, welche Gestalt und Ausdehnung und welche

Funktionen diese als Funktion der Gelegenheit entstandene Formation gewinnen, erwerben wird.

Erst wenn für alle Formationen, deren Entwicklungsgrade bei den einzelnen Wirbeltieren in Vergleich gezogen werden, die Bedingungen der Entstehung, deren Variation und Wechsel, deren Kombinationsmöglichkeit ermittelt ist, wird die Lexikographenarbeit, welche bei der tabellarischen Zusammenstellung dieser Erscheinungen geleistet wird, wissenschaftlich verwertet werden können und tiefere Einblicke in die Wucht der Epigenesis und in deren Anpassungsfähigkeit und Variierbarkeit gewähren.

Die Ermittelung der Variationsbreite wird in so übersichtlicher Weise namentlich dann, wenn sie durch Medianschnittbilder und andere Profile ergänzt wird, wesentlich zur Erkenntnis der inneren und äußeren Bedingungen, des Geschehens vor allem des Ringens, und ihrer Variierbarkeit beitragen. Wenn wir z. B. 100 Photogramme von Hühnerkeimscheiben aus dem Gastrula- und Neurulastadium bei derselben Vergrößerung vergleichen und messen, so müssen wir den ganzen Bedingungskomplex, an dem sich die reiche Variation äußert, bis auf seine letzten bzw. ersten Glieder zurückführen, den allmählichen Erwerb dieser Variation feststellen. Mit dem bloßen Messen und Vergleichen ist es nicht getan; auf diesem Wege lassen sich nur flüchtig orientierende Zusammenstellungen gewinnen. Erst wenn wir wissen, unter welchen primären und sekundären, sich epigenetisch ergebenden Bedingungen die miteinander in ungleichem Wachstum ringenden Formationen, die wir messen, zustandekommen, wird die Anlegung der Meßinstrumente planmäßig erfolgen können, und wir werden davor zurückgehalten, Messungen von Dimensionen vorzunehmen, die für sich allein betrachtet zu Trugschlüssen über die Wachstumsverhältnisse führen. Fischel hätte z. B. beim Vergleiche von Medianschnitten oder Konstruktionen von solchen ganz andere Einblicke in die Prinzipien und die Variabilität des Längenwachstums der Entenkeime gewonnen, das Ringen, welches sich bei diesem gesteigerten und beengten Wachstume in den Hauptdimensionen abspielt, in ganz anderer Weise beurteilt als bei seinen einseitigen, nur an Keimscheibenbildern vorgenommenen und verglichenen Messungen. Diese Variationsstatistik darf nicht „als Mathematik“, sondern muß „mit Mathematik“ behandelt werden, um einen sehr treffenden Ausdruck Johannsen's zu gebrauchen. —

Der Vergleich des Entwicklungsgrades der Organe wird also erst dann wissenschaftlich behandelt werden können und Einblicke

in das Wesen und die Vorteile der Proigenese ergeben, wenn er das jeweilige Endglied einer vergleichenden formalen Analyse der Bedingungen der Entwicklung sein wird. Erst wenn die unermeßliche Mannigfaltigkeit, welche das Eiwachstum und andere innere sowie die äußeren Entwicklungsbedingungen darbieten, in ihren Reaktionen, in ihrer Veränderlichkeit und Kombinationsfähigkeit während der Entwicklung erforscht sein werden, wenn alles auf den unicellulären Rahmen der Keimzelle zurückgeführt, in seinem Erwerbe, in seinem Werden erkannt sein wird, dann erst wird der Vergleich der Reaktionen, die sich während der Entwicklung auf Varianten und Änderungen ergeben, einsetzen und unseren Einblick in die Allmacht der Epigenesis, die aus „Gleichartigem Ungleichartiges schafft", vertiefen. Dann wird uns auch der Vergleich der Entwicklungsgrade der Organe dem Ziele der vergleichenden entwicklungsgeschichtlichen Forschungen näherbringen, unsere Erfahrungen wesentlich bereichern und die Erkenntnis des biogenetischen Grundgesetzes vertiefen. —

Die Dokumente, welche der Vergleich der zeitlichen Verhältnisse der Entstehungsweise, des Entwicklungsgrades der Organe, der Kombination ihres Auftretens bei nahe verwandten und entfernteren Formen erbringt, erweitern den Einblick in den beständigen Wechsel der veränderlichen Beziehungen und Bedingungen, welche die Ontogenese beherrschen, auf welche prompt und blindlings das Zellengefüge und die Zellenkomplexe reagieren. Auch dies dient der von O. Hertwig wesentlich geförderten Erkenntnis der Korrelationen der Zellen und Organe sowie der Abhängigkeit der Gestaltung und Differenzierung der Elemente eines Zellenstaates. Die Untersuchung der Bedingungsänderungen, unter denen Doppel- und Mißbildungen entstehen, ergibt beim Vergleiche sehr wertvolle Kontrolldokumente für die Mechanik der normalen Entwicklung. Wir suchen aber stets noch weitere, bei ungestörter Entwicklung sich darbietende Beweise dafür, daß die Entwicklung tatsächlich aus strukturell gleichartigen Furchungszellen Ungleichartiges schafft und gleichartige Komplexe als Funktion der Gelegenheit bei der funktionellen Anpassung und Steigerung unicellulärer Fähigkeiten in verschiedener Weise verwendet werden, ehe wir ans Experiment schreiten. Nicht die Aufdeckung bevormundender qualitativer Spezifikationen und formativer Stoffe, sondern die Erkenntnis der Epigenesis spielt bei der Verfolgung der Entstehung des Zellenstaates die führende Rolle. Dem unvoreingenommen nachspürenden Untersucher bietet die Entwicklung freilebender Formen auf Schritt und Tritt Zeugnisse der

Epigenesis, die Phylogenie überschüttet ihn mit solchen und enthebt ihn der Annahme der Mosaiktheorie. Zur vollen Sicherung dieser Erkenntnis der schon von Haeckel eingehend gewürdigten funktionellen Anpassung, die aus Gleichartigem, Indifferentem Ungleichartiges schafft, sind indes besondere Beweise erwünscht, welche außer dem Vergleich der Varianten, Doppel- und Mißbildungen auch noch die historische Betrachtungsweise der Entstehung der Primordialorgane, der Keimblätter und ihres Ersatzes sowie späterer Formationen bringen kann. Sie bestehen darin, daß Zellenkomplexe tatsächlich unter phyletisch geänderten Bedingungen etwas ganz anderes zu leisten imstande sind als die ihnen homologen, d. h. in der Art der Entstehung und Anordnung, hinsichtlich der Herkunft übereinstimmenden Formationen, unter anzunehmenden, zu erschließenden, früheren — den primären, ursprünglichen — Bedingungen geleistet haben. Homologe Zellenkomplexe können die ursprünglichen Leistungen nachbarlicher oder entfernterer Komplexe übernehmen. Solche Erscheinungen sind unter den von Loeb zu eng definierten Begriff der Heteromorphosen zu subsumieren und als physiologische den künstlich erzwungenen Heteromorphosen gegenüberzustellen. Zwischen beiden steht der große, lehrreiche Komplex der Mehrfach- und Mißbildungen. Physiologische Heteromorphosen haben also immer historischen, phyletischen Charakter. Sie zeigen, daß homologes Zellenmaterial ursprünglich in bestimmter Weise benützt, sekundär zu besonderen Leistungen herangezogen werden kann, welche von jener ganz verschieden sind. Ein Beispiel dieser phyletischen Heteromorphose haben wir bereits oben kennen gelernt. Wenn prostomales Mesoderm bei seinem raschen Wachstum und seiner Ausbreitung proigenetisch einen solchen Vorsprung gewinnt, daß es statt des paraxialen Mesoderms, insbesondere der an dessen Ablösungs- und Nahtstelle hervorsprossenden Angiosclerotome, die Aorten aufbaut, also eine uralte Leistung des paraxialen Mesoderms an sich reißt, so ist dies ebenso eine Heteromorphose, wie sie die proigenetische Entstehung der Urmesodermzellen bei solchen Wirbellosen mit Spiralfurchung bedeutet, an deren Ascendenten in phyletischen, zurückliegenden Perioden ein etwas größerer Zellenstaat eine andere Mesodermformation ausgebildet hat, die dann bei der Konkurrenz mit den Urmesodermzellen unterlegen ist.

Ein anderes Beispiel. Bei Anamnier- und Amniotenembryonen lösen sich die äußersten ectodermalen Zellen der Kopfganglienleisten, welche an der Nahtstelle des Hirnrohres oder

schon vor der Medullar- und Hirnnaht nach beiden Seiten hin vortreten, ab, indem das Wachstum sich hier einen Ausweg schafft, nachdem durch die Naht und andere Umstände Schranken entstanden sind. Diese Zellen gesellen sich zu den benachbarten freien Mesodermzellen des paraxialen Mesoderms und differenzieren sich wie diese in Stützelemente und bindegewebige Formationen, welche ehedem sicherlich das paraxiale Mesoderm vollkommen allein geliefert hat. Bei gewissen Formen (Anuren) übernimmt der Komplex neurogener freier Mesodermzellen im Vorderkopfe als Ectomesoderm fast die ganze Lieferung des Stützgewebes dieser Region. Ihre Schwesterzellen und nächsten Verwandten bilden Hirnganglien und Nervenfasern, Schwann'sche Zellen, was wohl die ursprüngliche Gesamtleistung dieser Zellenkomplexe war.

Ein drittes Beispiel einer phyletischen Heteromorphose bietet sich bei der Entstehung des Darmepithels der Amnioten dar. Bei den Sauropsiden entsteht, wie bereits oben erwähnt, in der Area pellucida durch paratangentiale Teilungen von seiten der Germinalschicht und des subgerminalen Syncytiums eine Subgerminalschicht, welche ganz irrigerweise als primäres Entoderm bezeichnet wurde, womit die Durchführung der Gasträatheorie, die Homologisierung der Keimblätter des Amphioxus mit denen der Amnioten vollkommen vereitelt würde. Germinalschicht, Subgerminalschicht und subgerminales Syncytium sind Schichten eines Wandabschnittes einer Blastula zu homologisieren. Eine der Furchungshöhle des Amphioxus homologe Cavität müßte im Innern des Dotters gelegen sein, wenn sie existieren würde. Der subgerminale Spalt ist also intramural, zwischen Schichten der Blastulawand gelegen. Das Ringen des Teilungsmechanismus mit dem Dotterballast hat diese eigenartigen Verhältnisse gezeitigt, auf die andernorts noch eingehender zurückzukommen sein wird, als dies bereits 1908 geschehen ist. Der cenogenetische Durchbruch der Bodenschicht des invaginierten Urdarmes, des Urdarmsäckchens der Reptilien (ebenfalls in einer jeden Vergleich in falsche Bahnen leitenden Weise als Mesodermsäckchen bezeichnet) oder des Urdarmkanales und des unter hochgradiger Reduktion des Entoderms sich verlängernden Urdarmstranges der Vögel bringt nun die Subgerminalschicht in innige Beziehungen zum invaginierten Entoderm des zentralen Urdarmbezirkes, der Primitivplatte bzw. des Primitivstreifens. Bei den meisten Vögeln bricht nur der vorderste, bei wenigen auch der hinterste Abschnitt des Urdarmstranges durch, in der langen Zwischenstrecke verliert

sich das spärliche Entoderm des Urdarmstranges bei der Konstitution der Chorda in einzelne Zellen, während darunter die Subgerminalschicht intakt erhalten bleibt. Findet ein Durchbruch statt, dann ersetzt die nachbarliche Subgerminalschicht und gegebenenfalls erhalten gebliebene Abschnitte des so erheblich reduzierten Urdarmentoderms das Verlorengegangene. Den Locus minoris resistentiae ausnützend, wachsen sie, allzeit bereit, medialwärts vor, und der Vorgang der Ausschaltung des paraxialen Mesoderms und der Chorda vollzieht sich unter ihrer Beihilfe. Alsdann produziert die ehemalige Subgerminalschicht alles, was sonst das Urdarmentoderm geleistet hätte. Ob also ein Durchbruch stattfindet oder nicht (viele Vögel), in beiden Fällen ersetzt die Subgerminalschicht das hochgradig reduzierte Entoderm des ganz rudimentär angelegten, funktionslosen Urdarmes und nimmt großen Anteil am Aufbaue des Epithels des Intestinaltractus. Ein ganz winziger Abschnitt der Subgerminalschicht wird z. B. infolge des beengten Längenwachstums der Dorsalseite bei den Vogelkeimscheiben als vordere Darmpforte aufgeworfen und bildet dann — ohne Nahterscheinungen (die jeder frontal geführte Längsschnitt ausschließen läßt) — die gesamte, von der Rachenhaut bis zum Ductus omphaloentericus reichende Strecke mit allen ihren Derivaten — darunter unter den obengenannten Bedingungen auch die Schilddrüse und die Leber aus. Die Ausdehnung des cenogenetischen Durchbruches bei den Reptilien entscheidet — sicherlich unter erheblicher individueller Variation —, in welchem Ausmaße dieser Ersatz stattfindet, was späterhin eine ganz verschiedene Verwendung des Materials zur Folge hat, wie dies z. B. auch bei der Entstehung der Omphalocephalie von minutiösen, sich durchaus epigenetisch ergebenden Entscheidungen in gewissen labilen Situationen abhängt. Bei einzelnen holoblastischen Säugetieren entsteht aus einem Abschnitte der Keimblase, welcher, wie sich beim Opossum mit besonderer Exaktheit nachweisen läßt, der Area opaca der Sauropsiden entspricht, aus einem peripheren Entodermfeld, eine innere Zellenschicht, welche sich schließlich an der gegenüberliegenden Stelle, woselbst im zentralen Urdarmfeld die Invagination einsetzt, schließt. Bei einzelnen Placentaliern führt die frühzeitigere Abspaltung und das Auftreten der Flüssigkeit zwischen den beiden Schichten dazu, daß die tiefe Schicht, das Dotterentoderm oder das Dottersackepithel, schon im Keimblasenstadium (Blastulastadium) unter dem sich invaginierenden zentralen Urdarmmassiv liegt. Auch bei den Placentaliern entstehen unter hier nicht näher zu erörtern-

den Wachstumsdifferenzen ausgedehnte Durchbrüche der Bodenschicht des Urdarmes, denen fast dessen ganzes Entoderm zum Opfer fällt. Das allzeit disponible Dottersackepithel tritt auch hier ein und ersetzt ausgedehnte Strecken. Formationen, die nebeneinander liegen, werden von einem Zellenmateriale gänzlich verschiedener Herkunft gebildet; dies trifft sicherlich auch für den späteren Aufbau einzelner Formationen zu, ohne daß in der weiteren Gestaltung und Differenzierung irgendwelche Unterschiede bestünden. Von den Embryonen der Anuren wird angegeben, daß eine Zeitlang keine scharfe Grenze zwischen dem Mesodermflügeln und dem Entodermmassiv besteht und das Mesoderm von dieser Seite aus Zuschuß erhält. In Anbetracht der Widerstände, welche das sich ausbreitende Mesoderm zwischen dem dotterbeladenen Entodermmassiv und dem Ectoderm einzwängend zu überwinden hat, sind die innigsten nachbarlichen Beziehungen zum ersteren unausbleiblich. Wenn das rasch wachsende, zellenreiche Mesoderm Dotterentodermzellen vor sich her wälzt, sich ins Entodermmassiv eindrängt, so kann es doch vorkommen, daß solche Zellen, mitgehangen — mitgefangen, sich dem Mesoderm angliedern und mit ihm differenzieren. Damit ist in die die Erkenntnis der Wirbeltierorganisation erschließende Cölomtheorie der Gebrüder Hertwig noch lange keine Bresche geschlagen. Was unter dem Zwange besonderer Bedingungen und Gelegenheiten möglich wird und geschieht, muß auch dementsprechend beurteilt werden. Daß solche Erscheinungen für den Mosaiktheoretiker unbequem sind und alle möglichen mit unvorhergesehenen Fällen rechnenden Sonderannahmen nötig machen, liegt auf der Hand.

In allen diesen Fällen einer physiologischen Heteromorphose handelt es sich um eine ganz andere Verwendung homologen Materiales bzw. um eine Entstehung gleicher Formationen, aus anderen Zellenkomplexen als bei den Ascendenten. Spontane, sich erst während der Entwicklung ergebende Bedingungsänderungen ergeben oft Ausschläge von großer Tragweite und entscheiden über das Ausmaß der andersartigen Beanspruchung. Sollten diese sich epigenetisch ergebenden Bedingungsänderungen auch die Keimzellen, etwa das Keimplasma des Eikernes, beeinflußt haben? Nie und nimmer; schon eine Veränderung äußerer Entwicklungsbedingungen sowie ganz allgemeiner, die Quantität des Eiwachstumes, das Teilungswachstum betreffender innerer Bedingungen konnten sie herbeiführen. Die Kette der sich epigenetisch einschiebenden, bestimmenden, speziellen Faktoren, welche solche Heteromorphosen bedingen, ist so

groß und verzweigt, daß die Keimzelle unmöglich bereits auf solche spezielle Erscheinungen im einzelnen abgestimmt sein kann. Zahlreiche andere Änderungen an verschiedenen Entwicklungsstadien und Formationen werden durch dieselbe allgemeine Änderung der Ausgangssituation bedingt. — Solche Fälle bilden für die Mosaiktheorie harte und schwerwiegende Prüfsteine, an denen ihre ganze Absurdität voll zur Geltung kommt. Ganz heterogene Qualitäten und Substanzen müßten beim phyletischen Erwerbe solcher Heteromorphosen unmittelbar nebeneinander gebildet, dicht neben Pancreas bildenden das Rückenmark bildende Stoffe u. dgl. angenommen werden, ein Chaos von formativen morphoplasmatischen Substanzen wäre durcheinander gewürfelt, ehe die Sonderung der Keimblätter beginnt. Wie sollte dann erst die Sonderung dieser „Substanzen" geschehen, wie sind Verirrungen etc. ausgeschlossen — oder sollten in solchen Fällen versprengte Keime, versprengte morphoplasmatische Depots pathogenetisch wirken?

Nur mangelnde Erfahrung und geringe Einsicht in die Bedingungen der phyletischen und ontogenetischen Vorgänge konnte aus der Epigenesis ein solches Zerrbild machen und solche Spekulationen fördern. Es ist verlorene Liebesmühe, sie schon angesichts der Vorgänge, welche die physiologische Heteromorphose gezeitigt hat, aufrecht zu halten und mit weiteren Denkmöglichkeiten über das Reserveidioplasson und Regulationsmechanismen zu stützen. Die Schwierigkeiten sind nicht zu umgehen. Die Mosaiktheorie und ähnliche Spekulationen versagen vollends, wenn wir sie auf das doch so einfache Getriebe der ersten Entwicklungsstadien höherer Formen anwenden wollen, an denen die Wucht der Epigenesis nicht minder deutlich sich zeigt, wie bei niederen Formen, an denen falsche Voraussetzungen, irrtümliche Annahmen und Beurteilungen und einseitige Fragestellung scheinbare, bei genauer Prüfung aber gänzlich versagende Stützen für die Mosaiktheorie ergeben haben. Die Untersuchung von Miß- und Doppelbildungen zeigt ebenfalls, von welchen minimalen Entscheidungen es in gewissen labilen Stadien abhängt, wie das Zellenmaterial verwendet wird. Es brauchte wahrhaftig nicht der künstlich, experimentell geschaffenen Heteromorphose, um das Maß der gegen die Mosaiktheorie anzuführenden schweren Einwände voll zu machen. Die klassischen Versuche LOEB's an *Ciona* und *Cerianthus*, die Exstirpation der Linse bei Urodelen haben neue Prüfsteine von großer Exaktheit ergeben. LOEB hat, offenbar in Unkenntnis der bei ungestörter Entwicklung

sich abspielenden mannigfachen Erscheinungen dieser Art, unter Heteromorphose nur den künstlich erzwungenen Ersatz verlorengegangener Teile durch andere in Lage und Funktion verschiedene Gewebe verstanden. Das Experiment steht auch in diesem Falle an zweiter Stelle. Was durch Cenogenese in der phyletischen Entwicklung und auch in der Ontogenese zugrunde geht und durch nachbarliches Zellenmaterial ganz anderer Herkunft ersetzt wird, kommt an erste Stelle. Das Experiment kann sich, was Exaktheit und Eleganz der Ausführung, was Eindringlichkeit des Resultates anbelangt, nie mit den zahllosen, bisher nur zu wenig in den Vordergrund gestellten, den Entwicklungsmechanikern meist unbekannten, dem Morphologen aber wohlbekannten und seine Stellungnahme gegen die Mosaiktheorie begründenden, wenn auch nicht besonders bezeichneten Erscheinungen messen, welche die Natur in der Phylogenese und Ontogenese bei ungestörtem Geschehen uns darbietet. Unzählige andersartige Versuche, welche die Natur bei der Entstehung von Terata und Doppelbildungen vollzieht, zeigen, daß es von einem bestimmten Moment der Entwicklung und nicht etwa von der Keimzelle abhängt, wie deren celluläres Arbeitszeug ausgenützt wird, und daß alles unter anderen Bedingungen ganz anders werden kann. Diese Erscheinungen schaffen den Übergang zu jenen mörderischen Phänomenen, welche sich abspielen, wenn die Gewebszelle des Somas unter noch nicht völlig aufgeklärten, sich aber ebenfalls epigenetisch ergebenden Bedingungen ein erhöhtes und immens steigerungsfähiges Teilungswachstum gewinnt, alle oder viele ihrer unicellulären übrigen Fähigkeiten vernachlässigt und sich ausschließlich der Teilung hingibt, zur maligne Tumorzelle wird. Diese betritt damit ganz neue Bahnen, die in mannigfachster Weise durchaus epigenetisch variieren und doch unmöglich schon in der Keimzelle determiniert sein können. In dieser Hinsicht besteht zwischen der Entwicklung und solchen pathogenen Erscheinungen kein Unterschied. Der Verzicht auf die Entfaltung und Steigerung anderer unicellulärer Fähigkeiten, wozu sozusagen keine Zeit und Gelegenheit sich bietet, indem die Bedingungen immer ungünstiger werden, bedeutet einen Indifferentismus, welcher nur graduell vom Ausgangszustande des Somas verschieden ist. In jener einseitigen und für die maligne Tumorzelle spezifischen Steigerung der Teilungsfähigkeit besteht der Unterschied. Diese Zellen zeigen primitive ursprüngliche Fähigkeiten wie plasmareiche, amöboide Cladocerenspermien oder wie die Eizellen der Kalkschwämme, wenn sie wieder amöboid werden, sie gleichen *Ascaris*-Rieseneiern, wenn ihre

Tochterzellen miteinander und mit anderen Zellen verschmelzen, wozu auch die Verschmelzung der Protoplasmaleiber während der Furchung von *Ilyanassa* oder *Dentalium* oder unter den Wirbeltieren bei *Belone acus* an die Seite zu stellen wäre, oder wenn die Zellen Fermente ausbilden und auf andere Weise die Nachbarzellen angreifen — so wie sich die jüngeren Keime höchststehender Säuger in die Uterusmucosa einnisten und hineinfressen. Es ist auch die Änderung der Außenbedingungen, welche das überhastete, überschäumende Teilungswachstum der malignen Tumorzelle in Bahnen lenkt, welche die Entstehung eines geordneten Zellenstaates oder die Einfügung in einen solchen unmöglich machen, so daß schließlich der Organismus seinen an ihm schmarotzenden und wuchernden Abkömmlungen zum Opfer fällt. Essentiell sind jedoch diese Erscheinungen nicht von den normalen verschieden, und die mannigfachsten Übergänge verknüpfen sie mit diesen. Die ungeregelte Verwendung und die schrankenlose Steigerung einzelner unicellulärer Fähigkeiten bedingen die graduellen Unterschiede mit den ungleich viel gewaltigeren, im wesentlichen mit denselben cellulären Fähigkeiten, aber unter anderen und geregelteren, ebenso epigenetisch sich ergebenden Bedingungen entstehenden somatischen Formationen. Der Schritt ins Pathologische ist oft nur sehr klein, eröffnet aber epigenetisch die weitesten Perspektiven. Der Blick auf die Phylogenese bringt weitere Vergleichspunkte für diese so lehrreiche, unheilvolle Erweiterung des Zellenstaates.

Alles, was wir über die Differenzierungsweise, über die Erscheinungen der phyletischen und künstlich erzwungenen Heteromorphose sowie insbesondere an den bei Doppel- und Mißbildungen erhobenen Dokumenten der Epigenesis ermitteln, führt uns zur vollen Erkenntnis der Tragweite jener von HAECKEL eingeführten das Wesen der Epigenesis so trefflich charakterisierenden Definition. Aus gleichartigen, nur geringen Inäquantitäten und graduelle Abstufungen der Protoplasmaleistungen zeigenden Blastomeren, aus völlig gleichartigen Zellen und Zellengruppen entsteht Ungleichartiges verschiedener Art in extensiver und intensiver Mannigfaltigkeit, je nach den herrschenden, sich epigenetisch ergebenden, verschieden variierbaren Bedingungen, denen sich celluläres Leben und celluläre Arbeit fügen müssen. Unter verschiedenen Wachstums- und Differenzierungsbedingungen wird aus Gleichartigem Ungleichartiges, könnten wir ergänzend hinzufügen. Die formale Analyse der Entwicklung ist also eine Analyse der inneren und äußeren, vor allem

der sich epigenetisch ergebenden, die celluläre Arbeitsleistung leitenden Entwicklungsbedingungen, und insofern setzt der Embryologe das Werk Lamarck's und Darwin's fort.

V.

Ganz allmählich hat sich in der Stammesgeschichte an vollendeten Formen und in den ontogenetischen Reihen Glied an Glied der Organisation gereiht, sukzessive entfernte sich der Körper von der Einfachheit und Schlichtheit der Ausgangssituation. Sollte es in der Ontogenese der höherstehenden und höchstgezüchteten Formen anders sein? Sollte das bei der Entstehung der primären Keimblätter, bei der fundamentalen Organisation der Embryonen und Larven niedrigerer Formen ermittelte epigenetische Prinzip nicht auch bei dem durch eine vortreffliche Ernährung, bei höheren Formen auch noch durch eine konstante höhere Entwicklungstemperatur gesteigerten Entwicklungstempo gelten und durch Neuerzeugung von Mannigfaltigkeit aus einer relativ ganz primitiven Ausgangssituation ein so komplizierter Körper entstehen können? Sollte ein vergrößerter Zellenstaat mit unicellulären Fähigkeiten nicht auch wuchern können? Je weiter die Ontogenese fortschreitet, um so unabhängiger wird sie in gewisser Hinsicht von unmittelbar einwirkenden groben Außenbedingungen, deren fundamentaler Einfluß sich schließlich bei Placentaliern nur mehr auf die Stoffzufuhr und den Stoffwechsel konzentriert. Innere Entwicklungsbedingungen treten in den Vordergrund, welche in der Phylogenese bei der Entstehung niederer Formen auch die ersten Entwicklungsstadien entscheidend beeinflußten. In den kugelrunden, gestreckten oder andersartig geformten freilebenden Enterozoen herrschten nicht minder die sich sukzessive bei der Vermehrung der Zellen und der Vergrößerung des Zellenstaates intra muros ergebenden inneren Bedingungsketten wie an den von der weiten Außenwelt abgeschlossenen, intrauterin rasch wachsenden Embryonen höherer Formen. Schon diese grobe Überlegung lehrt, daß es hinsichtlich des Entwicklungsprinzips zwischen der Stammesgeschichte und der Keimesgeschichte keinen essentiellen Unterschied geben kann. So wie frei schwärmende primitive Formen aus einer ganz einfachen Ausgangssituation ohne spezifische Anlagesubstanzen die fundamentale Organisation erreicht haben, so muß in derselben Weise auch deren weiterer Ausbau bei gesteigertem Wachstum, bei Fortsetzung des Ringens und der Bereicherung der Differenzierungsgelegenheit in steter Anpassung epi-

genetisch erreicht werden können. An primitiven Wirbellosen müssen wir in die Schule gehen, um den gewaltigen Komplex, der sich erst im Verlaufe der Ontogenese ergebenden inneren Entwicklungsfaktoren zu überschauen. Je rascher die Entwicklung fortschreitet, je mehr Gelegenheiten zum Ringen und zu speziellen Differenzierungen sich epigenetisch ergeben, um so schwieriger sind die Bedingungen zu erfassen, und über diese Schwierigkeit hilft keine voreilige und kurzsichtige neoevolutionistische, mit morphoplasmatischen Stoffen und Anlagesubstanzen u. dgl. manipulierende Hypothese hinweg, die exakter wissenschaftlicher Untersuchung hemmend vorgreift. Es gilt, Schritt für Schritt in der Keimesgeschichte der einzelnen Formen die gemeinsamen Bedingungen des Entwicklungsgeschehens und deren Variationen zu erforschen. Blindlings tastend, so wie sie zustande kamen, müssen sie auch verfolgt werden, als wüßten wir gar nicht, was daraus werde. Von der Erkenntnis des gesamten Komplexes solcher epigenetisch sich ergebender Bedingungen der Entwicklung höherer Formen, namentlich der späteren Entwicklungsstadien, sind wir zurzeit noch weit entfernt. Niemand hat aber von Volta verlangt, daß er einen Elektromotor baue, und so möge man vom Embryologen nicht erwarten, daß er schon heutzutage, wo erst die Fundamente zu solcher Erkenntnis gelegt sind, über die letzten Fragen der Vererbung individueller Variationen des menschlichen Körpers Aufschluß gebe und schon mit dem Baue der Kuppel des stolzen Gebäudes beginne. Andererseits zwingt die Erkenntnis der Lücken in der Erforschung des Entwicklungsgeschehens den formalen Analytiker noch keineswegs, sich dem Dogma und der aprioristischen Voraussetzungen der Entwicklungsmechaniker zu unterwerfen, welche den Mangel an eigener vergleichend formalanalytischer Erfahrung mit Eruierung von Denkmöglichkeiten zu verdecken streben. Das Phantom der Mosaiktheorie, der Plassonten, der formativen und organbildenden Spezifika hat ohnedies genug Arbeitskräfte der exakten Erforschung der Epigenesis entzogen, welche nur durch das altbewährte Mittel, die Verfolgung des Entwicklungsganges und die Aufdeckung der sich sukzessive ergebenden Bedingungen, erreicht wird. Dieses Prinzip der Forschung und Erklärung steht fest: es ist zu untersuchen, wie aus Gleichartigem Ungleichartiges wird.

Erst müssen wir ferner von der Entwicklung einer Wirbeltierspecies einmal wissen, unter welcher Bedingungskette ein Wirbeltier und dessen Stammeseigentümlichkeiten zustande kommen. Die Fundamentalbedingungen der Wirbeltierorganisation sind zu

ermitteln. Hierbei ergeben sich bereits die Abzweigungen, welche in den parallel mit dem Zellenstammbaume sich verästelnden Sonderbedingungskomplexen die Klassen und Ordnungen bestimmen. Die Entstehung der Art- und individuellen Charaktere wird den Schluß bilden, nach welchem die Laienwelt so ungestüm verlangt. Der Embryologe arbeitet als Entwicklungsanalytiker bescheiden im Stillen, seine Wissenschaft sucht keine Sensationen. Er mißbraucht das Experiment nicht, um fiktive Anlage- und Vererbungssubstanzen zu sondern, er blendet die Öffentlichkeit nicht mit voreiligen Vererbungstheorien, die vor dem Forum der Wissenschaft nicht ernst zu nehmen sind. Variationen, Doppel- und Mißbildungen, die Erscheinungen der Regeneration lehren im Vereine mit experimentell gewonnenen kasuistischen Beiträgen bei streng analytischer Prüfung, beim Vergleich mit dem ungestörten Geschehen, was die ersten Generationen des Zellenstammbaumes leisten können, wenn die epigenetisch sich ergebenden Bedingungen nur ganz wenig, meist nur grobphysikalisch geändert werden. —

Wenn wir die allmähliche Proliferation des Keimepithels, die Entstehung des immensen Zellenaufgebotes bei der Follikelbildung, die allmähliche einseitige Steigerung unicellulärer Fähigkeiten der ca. 500 in den beiden Ovarien eines Menschen heranwachsenden, sich mit Nähr- und Baumaterial für die Assimilation und die Differenzierungen beladenden Oocyten verfolgen und berücksichtigen, was mit den beim Menschen sich vielleicht auf rund 100000 belaufenden Ureiern wird, die so wie verkümmerte Beeren einer Traube zurückbleiben, der Konkurrenz unterliegen, anfänglich aber im epigenetischen Ringen vollbefähigt sind, ins Eiwachstum einzutreten, was ferner mit den ungezählten Abkömmlingen der nächsten Verwandten der Ureier, der Follikel- und Nährzellen wird, deren Stammzellen im hohen Keimepithel potentia dieselben Fähigkeiten besaßen wie ihre so mächtig werdenden Nachbaren, bei deren, manchmal kannibalischen Wachstume sie die Zuträgerrolle spielen müssen, so können wir doch nicht jedem Elemente dieses ungeheuren, zum größten Teile unverwendeten Zellenkomplexes auf Grund der Mosaiktheorie spezifizierte formative Stoffe für den Aufbau aller einzelnen Organe eines Somas und dessen individuelle Variationen, ferner nur ultramikroskopisch sichtbare micellare Anlagesubstanzen aller Art, sei es auch nur in einem unbekannten rätselhaften Roh- und Urzustande vindizieren. Eine derartige, in Anbetracht der minutiösen Bedingungen, welche die Hegemonie der zu Ureiern werdenden Zellen bestimmen, durch

und durch unökonomische Annahme würde eine ganz beispiellose Vergeudung gewaltigster Energien an dem nach Beendigung der Geschlechtstätigkeit verkümmernden Zellenmaterial voraussetzen. Wie sollten dann die heranwachsenden Ureier die formativen Stoffe bilden? Welch immense Vergeudung hochkompliziertesten Anlagematerials würde erst die enorme Verlustziffer bei dem abgelegten Eimaterial oviparer, wasserlebender Formen und an den Samenzellen fast aller Metazoen bedeuten, wenn nicht Zellen zugrunde gehen, welche, wenn sie einen Zellenstaat begründen können, erst alle Fertigkeit und Mannigfaltigkeit erwerben müssen? Alle Geschlechtszellen gehen, wenn sie nicht in die Gelegenheit kommen, ihre cellulären Fähigkeiten epigenetisch zu steigern, als einfache Zellen zugrunde. Der ganze Vorgang des Eiwachstums und der sich hierbei ergebenden Arbeitsteilung läßt sich auch bei den höchsten Formen nur als unicellulärer, cellularphysiologischer Akt verfolgen und begreifen, jede Verquickung desselben mit den Formationen, Differenzierungen und Leistungen eines Zellenstaates, mit der Bildung von Anlagesubstanzen für Organe hüllt diesen phyletisch ganz ohne „Tendenzen“ und „Zielstrebigkeit“ erworbenen Vorgang in ein mystisches Dunkel. Bedenken wir, daß zur Zeit, wann ein Vogelkeim oder der Keim des Menschen den Urdarm zu bilden beginnt, Millionen von Zellen bereits am Werke der funktionellen Anpassung sind, in funktioneller Differenzierung die Nahrungsquelle bereits ausnützen, während ein winziger Komplex von Zellen, die doch derselben Keimzelle abstammen und gleichaltrig sind mit jenen Zellen des Trophoblasts, den Zellenstammbaum des Somas repräsentiert und daß ferner in diesem Stadium noch gar nicht entschieden ist, ob ein ein- oder ein doppelköpfiges Individuum daraus wird — könnten wir zugreifen, so ließe sich dies auf Grund der Erhebungen der formalen Analyse des ungestörten Geschehens experimentell in jeder beliebigen Abstufung der Verdoppelung ganz willkürlich, epigenetisch entscheiden —, so erscheint die Anwendung jener neoevolutionistischen Theorien so absurd, und die Überzeugung von dem einfachen, durchaus cellulären Charakter der Keimzelle und ihrer universellen ersten Abkömmlinge auch der höchsten Formen wird so zwingend, daß das biogenetische Grundgesetz auch für die Amnioten in diesem fundamentalen epigenetischen Belange die volle Erkenntnis gewährt. Wir können leider nicht an irgendeinem ganz jungen Wirbeltierembryo, z. B. einem holoblastischen Anamnierembryo, ein Stückchen indifferenten, noch hohen Cölomepithels der ventrolateralen Rumpfwand an diejenige Stelle

transplantieren, wo noch ebenfalls indifferentes Cölomepithel dann später zum Keimepithel wird, und umgekehrt. Fälle von Duplicitas anterior, deren Bifurkation durch das Wachstum der Innenhälften noch nachträglich in caudaler Richtung vergrößert wird, geben bei der Bildung innenständiger Ovarien auch hierüber Aufschlüsse, genau so, wie etwa die Bildung innenständiger Augen- und Riechgrübchen über den durchaus epigenetischen Charakter der Entstehung dieser Formationen aufklärt. Das Experiment läßt uns jämmerlich im Stiche, wo es zu beweisen gälte, daß es lediglich von günstigen Ernährungsverhältnissen und der Steigerung des Teilungswachstumes abhängt, ob eine noch indifferente Epithelzelle und ihre Abkömmlinge zur Serosa des Bauchfelles wird oder ob sie mehrere Somata liefern werde. Wenn wir dies also auch nicht an einem und demselben Individuum experimentell beweisen können, so haben wir dennoch mit dieser Möglichkeit stets zu rechnen. Sie berechtigt uns, die Erfahrungen an niederen Formen auch an höheren Formen anzuwenden, an der Gleichartigkeit indifferenter Zellen junger Embryonen und ihrer vollen cellulären Bereitschaft zum Erwerbe höchster Leistungen, welche die Urgeschlechtszellen vollführen können, festzuhalten. Die Urgeschlechtszellen sind einfache Arbeiter, die vom Beginne des Eiwachstums an unter der Gunst äußerer Bedingungen mit ihren ausschließlich cellulären Mitteln eine so enorme Arbeitsleistung vollführen.

Stets sind wir bei den für direkte Eingriffe unzugänglichen Placentalierkeimen auf der Suche nach den durch Doppel- und Mißbildungen repräsentierten Kontrollobjekten, um morphologische Anhaltspunkte für die Beurteilung der einfachen Zellnatur sowie der für die betreffende Art charakteristischen cellulären Totipotenz der Keimzellen, der Blastomeren und aller indifferenten, noch nicht einseitig angepaßten Zellen zu finden. Solche ergeben sich bereits in den frühesten Entwicklungsstadien. Schon die Frage nach der Entstehung der eineiigen Zwillinge des Menschen entrollt ein für die Prüfung und Anwendung der entwicklungsmechanischen Theorien sehr lehrreiches Bild. Wir haben allen Grund zur Annahme, daß so wie bei allen Placentaliern auch der Keim des Menschen im Morulastadium eine exzentrische Höhlung gewinnt (durch secretorische Abscheidungsvorgänge, die möglicherweise mit electiver Filtration verknüpft sind) und auf diese Weise jener solide wandständige Zellenkomplex erhalten bleibt, welcher als „Embryonalknoten“ beschrieben worden ist und das Embryo-

amnioblastem repräsentiert. Die Befunde an den jüngsten menschlichen Keimen lehren mit zwingender Bestimmtheit, daß in diesem Zellenkomplex — wie bei Affen-, Fledermaus- und *Pteropus*-Keimen, bei Nagern und anderen Säugetieren — durch denselben Abscheidungsvorgang eine Lichtung entsteht, die zur Amnionhöhle wird. Die rasch wachsende Wand wird zu einer Blase, an derem Grunde der Embryo entsteht. Dieser Hohlraum erhält sich bei diesen Formen dauernd als Amnionhöhle. Der Vorgang der Blasenbildung entspricht durchaus der Art und Weise, wie sich ein solid angelegter Urdarm oder solides paraxiales Mesoderm aushöhlt und ein Lumen gewinnt. Genau so wie am Cölom, so zeigt sich auch an dem Embryonalknoten (Embryoamnioblastem) der Fledermaus nach van Beneden's grundlegenden Untersuchungen, daß zunächst mehrere kleine Höhlungen auftreten, welche dann zu einer einheitlichen Höhle konfluieren. Was geschieht aber, wenn zwei größere, nebeneinander liegende Höhlungen nicht konfluieren, die trennende Zellenschicht erhalten bleibt und zwei Amnionhöhlen entstehen? Es werden am Grund dieser zwei Höhlen auch zwei Embryonen entstehen, es gehen daraus eineiige Zwillinge hervor. Für den Menschen ist genau dieselbe Entstehungsart eineiiger Zwillinge als sicher anzunehmen. Von ganz minutiösen, sich durchaus epigenetisch ergebenden Bedingungen der Flüssigkeitsabscheidung, der Spannung hängt es ab, ob ein Embryonalknoten (Embryoamnioblastem), also eine kleine Zellengruppe einer bereits weit vorgeschrittenen Generationenfolge, einen Embryo oder eineiige Zwillinge liefert. Minutiöseste Veränderungen dieser z. T. grobphysikalischen Momente bestimmen die Entscheidung in diesem kritischen Moment, der über so durchgreifende Verschiedenheit in der Verwendung des Zellenmaterials verfügt. Es klingt geradezu wie ein Hohn auf die tatsächlichen Verhältnisse, wie ein bequemer Verzicht auf die Erklärung, wenn schon in die Keimzelle die Entscheidung über diesen Moment, in dem der Zellenstammbaum sich schon so ansehnlich verästelt hat, verlegt wird. Von welch minutiösen Bedingungen hängt es doch ab, ob eine winzige, am Boden der Amnionhöhle zentral gelegene Gruppe von wenigen Zellen einen Menschen aufbaut oder ein Stückchen des hinfälligen Amnionectoderms und umgekehrt! Könnten wir zugreifen und willkürlich sondern, so würden wir ebenso wie bei Tritonen durch Umschnürung in der ersten Furche (Herlitzka) es nach Gutdünken bestimmen können, ob ein oder zwei Menschen entstehen, ob jener winzige Zellenkomplex so enorme, unübersehbare Unter-

schiede in seinen Leistungen, seiner Verwendbarkeit gewinnt. Was uns die Natur bietet, ist ein so minutiös und exakt, mit solcher Eleganz durchgeführter Versuch, daß das stümperhafte Experiment nie und nimmer den Wert des natürlichen Experiments gewinnen kann. Sollten nun gemäß der Mosaiktheorie die wenigen den Embryo liefernden Zellen des Bodens der Amnionhöhle nun wirklich mit allen möglichen Plassonten, keimblätter- und organbildenden Stoffen in genauer Lokalisation und Spezifikation (und sei es nur im Urzustande als Protofermente u. dgl.) versehen sein, dann wäre es doch eine beispiellose Vergeudung kostbarsten Materiales, wenn es von einem — sit venia verbo — Zufalle abhängt, ob dieses Anlagematerial mit all den Vererbungssubstanzen und Atomverkettungen für die individuellen Züge zu einem Stückchen Amnionectoderm degradiert und abgeworfen wird. Wie sollte ferner das Reserveidioplasson für die eventuelle Doppelbildung beschaffen sein, und wie soll die Aktivierung dieses märchenhaften Stoffes vonstatten gehen? Vielleicht unter mystischen Fernwirkungen?

Solche Überlegungen lehren, daß die Zellen des Embryonalschildes gleichartig sind und nur graduelle Prävalenzen aufweisen. Wir brauchen sogar dem kleinen Zellenkomplex am Grunde der Amnionhöhle, welcher den Menschen aufbaut, im Blastulastadium nicht mehr essentielle Fähigkeiten und unicelluläre Bereitschaft zuzuschreiben als einer Zelle, deren Abkömmlinge später Amnionectoderm liefern. Wir können leider nicht äquatorial gelegene Zellen des noch hohen Epithels der Hohlkugel des eben entstandenen Embryoeamnioblastems mitten in das später intensiver wachsende, den Embryoalschild bildende Polfeld transplantieren und umgekehrt, um die celluläre Totipotenz von beiderlei Zellen zu beweisen. Es bestehen lediglich graduelle Unterschiede im Plasmamateriale, genau so wie in der polar bilateral heranwachsenden Oocyte, die als Urei sicherlich vollkommen gleichartig gebaut war. Unter den Kernen sind überhaupt keine Unterschiede anzunehmen; diese ergeben sich erst bei den Wechselwirkungen mit prävalierenden Plasmaabschnitten. Die Abkömmlinge einer Zelle des Embryoamnioblastems, welche erfahrungsgemäß in der Einheitsbildung zu flachem Amnionectoderm wird, würden, wenn diese frühzeitig ins Zentrum des Bodens der Amnionhöhle versenkt würde, dort — mitgehangen, mitgefangen — in Anpassung an ihre Nachbarschaft und alle übrigen, neuen, für sie geltenden Bedingungen genau dasselbe erfahren und leisten, sich ebenso differenzieren wie die entfernte, ins Amnionectoderm trans-

plantierte Zelle, welche dort gewiß keinen Primitivstreif liefern wird. Ihr vielleicht etwas gesteigertes Teilungswachstum würde im großen Amniongewölbe alsbald zum Ausgleich kommen. — Alles was sich bei der Entstehung eineiiger Zwillinge weiterhin ergibt, ist das Werk der Epigenese, welches durch überaus günstige Ernährungsverhältnisse gefördert und gesteigert wird. Diese gestatten dem Zellenmaterial schon frühzeitig, mit seinem bescheidenen Repertoire an Fähigkeiten, mit dem Pfande, dem Erbe der Vergangenheit zu wuchern. Intensives Teilungswachstum ist das erste Phänomen. Die Zellen des Bodens der Amnionhöhle, welche zwischen zwei Nährböden, der abgeschiedenen Amnionflüssigkeit und der im Dottersack enthaltenden Flüssigkeit, liegen und schon von der Eizelle her zu geschlossenem, gesteigertem Wachstum disponieren, geraten in besonders intensives Wachstum, während die rasche Zunahme der Ausscheidung mit einer Verdünnung der übrigen Wandabschnitte einhergeht. Daß im Zentrum der Bodenschicht unter dem Drängen der sich verdickenden, zum Ectoderm werdenden Zone in einem schmalen Streifen das Wachstum die Schranken des Epithels durchbricht und dieses zum Primitivstreifen wird, von dem aus das überschäumende Zellenmaterial nach allen Seiten hin zwischen Dottersack und Ectoderm hinausflutet, dazu sind ebensowenig primitivstreifen- und urdarmbildende Substanzen oder mesoplasmatische Spezifika nötig wie bei Mollusken oder irgendeinem anderen Keim. Diese zwangsläufigen Reaktionen auf die sukzessive sich ergebende Beengungen und Gelegenheiten müssen an den Doppelbildungen ebenso wirksam sein wie an der einheitlichen Amnionblase. Erwägungen über die epigenetische Entstehung von eineiigen Zwillingen geben speziell auch für die Bildung des Primitivstreifens in den beiden Hälften des geteilten Embryo-Amnioblastems wertvolle Aufschlüsse. Sie lehren, daß das Auftreten des Primitivstreifens, welches neue Wachstumswege erschließt, ein Sympton maximaler Anstauung und Beengung ist, die im Zentrum des halben, abgerundeten Amnionbodens, in der kleineren Gewölbekonstruktion ebenso prompt eintritt wie am großen Einheitsgewölbe. Der Primitivstreif entsteht nicht minder epigenetisch, d. h. unter den sich erst allmählich ergebenden Bedingungen, wie die in Anstauung und unter Ausgleich verschiedenen Wachstums zustandekommende Hirnplatte, die Augenblasen oder, um ein besonderes passendes Beispiel zu nennen, die locker gefügte Neuralleiste, welche ebenfalls die Schranken des Epithels durchbricht, weil eben innerhalb derselben der Wachstumsausgleich nicht möglich

ist. Alle diese und die anderen Formationen entstehen bei der Bildung von eineiigen Zwillingen aus ganz anderen Zellen des Amnionbodens als bei der Einheitsbildung. Mit bescheidenen Fähigkeiten der Einzelzellen treten die ersten Zellgenerationen des Ectoderms und des durch ihre Anordnung zu anderem Erwerbe befähigten Urdarmstranges und des Mesoderms in die Entwicklung ein. Was sie schaffen, besteht nicht in der Aktivierung organbildender Substanzen, sondern ist die als Funktion der Gelegenheit sich vollziehende Steigerung der unicellulären Leistungen, vor allem des Teilungswachstums. Die Gesamtanordnung regelt das ringende Wachstum, dessen Verlauf wie ein Ringkampf zu verfolgen ist. Was sich am Trophoblast abspielt, ist nicht minder die zwangsläufige Reaktion auf die sich ergebenden Situationen und Gelegenheiten wie die Urdarmbildung freischwärmender Blastulae. Hier wie dort ist die Epigenesis am Werke und schafft mit den einfachsten Mitteln, dem Gemeingut aller Zellen, unter situationeller und funktioneller Auslese und Anpassung die vollendetsten Formationen. Was am rasch wachsenden funktionslosen Urdarme zu verfolgen erschwert ist, tritt uns an dem ihn funktionell ersetzenden Trophoblast, in welchem übrigens das ganze periphere, der Area opaca der Sauropsiden homologe Entoderm enthalten ist, um so deutlicher entgegen. Wie immer diese homologen Beziehungen gestaltet sein mögen, wie groß der Wandel sein mag, den die einzelnen Abschnitte der Blastulawand im Laufe der Phylogenese durchlaufen haben, die einheitliche, funktionelle Beanspruchung zwingt ectodermale und entodermale Bestandteile zu gleicher Arbeit, indem sie den Trophoblast erzeugt. Und so geht es fort und fort; eine Situation ergibt die andere, eine Reaktion löst als Funktion der Gelegenheit die andere ab. Das Zellenmaterial ist aber, bevor es dieser differenzierenden Auslese verfällt, als solches totipotent, d. h. es hat noch das ganze bescheidene, aber uneingeschränkte Repertoire von unicellulären Fähigkeiten, die für die betreffende Spezies charakteristische Differenzierungsbereitschaft; unverbraucht, unter den glänzendsten Ernährungsverhältnissen geht es an die Arbeit. Es stammt von einem Individuum mit vollendetster und weitestgehender Arbeitsteilung im Zellenstaat, hat während des Eiwachstums unter Mithilfe der Follikelzellen den mütterlichen Stoffverbrauch bis zu einem gewissen Grade registriert und entnimmt während seiner Entwicklung dauernd dem mütterlichen Körper sukzessive dasjenige, was dieser selbst verbraucht, sobald der junge Zellenstaat soweit gediehen ist, um dies da und dort ausnützen zu können. Die

Steigerung des Teilungswachstums steht stets an erster Stelle. Die sich hierbei im Laufe der Entwicklung, bei der Vergrößerung des Zellenstaates sich ergebenden Beengungen, Schranken, Hindernisse und Widerstände, andererseits die Auswege und Breschen, welche dem ringenden Wachstum sich ergeben, zu verfolgen, ist die erste Aufgabe der exakten entwicklungsmechanischen Erforschung der Ontogenese der hochstehenden Formen; das Ringen der Zellen und der Zellengruppen nimmt in erster Linie unsere Aufmerksamkeit gefangen und läßt uns gar nicht Zeit, an organbildende Spezifika und ultramikroskopische Plassonten, Fermente, Protofermente usw. zu denken. Unicelluläre Fähigkeiten sind die Mittel der Entwicklung, alles andere ergibt sich sukzessive im Zellenstaate. Wenn auch hierbei mit gewissen unbekannten Größen gerechnet werden muß, welche durch die Mangelhaftigkeit der Cellularphysiologie bedingt sind, so kann mit diesen Konstanten dennoch das Problem der Entwicklung bis zu einem gewissen Grade gelöst werden.

An der Erklärung der Alternative zwischen der Entstehung eines Einzelindividuums und der eineiigen Zwillinge des Menschen zeigt sich nun wieder einmal die ganze Hilflosigkeit, Einseitigkeit und Unsicherheit derjenigen entwicklungsmechanischen Spekulationen, welche auf die Mosaiktheorie und andere nicht auf embryologische Erfahrungen begründete Denkmöglichkeiten aufgebaut sind. Wie kann die unbeholfene Mosaiktheorie, welche sich die Lehre von den organbildenden Keimbezirken kritiklos zu eigen gemacht hat, jene Tatsachen erklären? Das „analytische Experiment“ kann höchstens bestätigen, daß es von minutiösesten grobphysikalischen Bedingungsänderungen abhängt, ob das Zellenmaterial einen Menschen aufbaut oder als ein Stückchen Nachgeburt abgeworfen wird. Hier gilt es, an die exakte formale Analyse des ungestörten Geschehens zu gehen, das Experimentieren beiseite zu lassen und an den Schnittserien zu lernen. Nicht mit Denkmöglichkeiten zu jonglieren, sondern exakt zu arbeiten ist das Ziel des Strebens nach Wahrheit. Mit Untersuchungen über Fermente, Protofermente und Autokatalysatoren wird man wohl der Cellularphysiologie wertvolle Beiträge schenken, aber für die entwicklungsgeschichtliche Forschung, d. h. für die am Zellenstaate sich abspielenden Wachstumsvorgänge und Formbildungen, ist mit solchen als organbildende Spezifika gedachten Stoffen nichts anzufangen! Solche Spekulationen nötigen dem Embryologen ein horribile dictu ab. Es ist auch dagegen Stellung zu nehmen, daß die Widerlegung solcher pseudoentwicklungsmechanischer Theorien einen Fort-

schritt der Wissenschaft bedeutet. Solche Theorien sind auf unwissenschaftlicher Basis entstanden, sie sind Schreibtischphantome, die nicht auf exakte vergleichende formale Analyse gegründet sind. Sie greifen dem Fortschritte solcher Untersuchungen hindernd und störend vor und werden nie durch das analytische Experiment bewiesen werden können, wenn sie nicht mit den Ergebnissen der formalen Analyse des ungestörten Geschehens in Einklang stehen. Mit der Aufstellung von Denkmöglichkeiten wird mangelhafte Methodik und geringe Erfahrung, einseitiges Beobachten nie zu kompensieren sein. Solange die Entwicklungsmechaniker es als ein „Armutszeugnis" betrachten, durch eingehendes Studium deskriptiver Abhandlungen ihren Gesichtskreis zu erweitern, und die grundlegenden vergleichenden Ermittlungen sich nicht voll und ganz in praxi zu eigen machen, werden sie sich von ihren Icarusflügen nicht erholen! Was ist z. B. mit den märchenhaften Reserveidioplasson in jenem Falle der Zwillingsbildung anzufangen? Wozu ein Heer von Determinauten für unvorhergesehene Verdoppelung in die einfachen Zellen hineingeheimnissen, wenn sie doch nur celluläre Totipotenz bekunden und sich nur durch geringe Wachstumsprävalenz von anderen unterscheiden, was doch erst die Epigenesis in so wuchtiger Weise offenbart?

Wenn wir also bedenken, daß es in der zweiten Woche der menschlichen Entwicklung noch nicht bestimmt ist, ob ein Individuum oder eineiige Zwillinge entstehen werden, ob also ein winziger Zellenkomplex im Millionenstaate des Gastrulastadiums einen Menschen aufbauen oder aber ein Stück vergänglichen Amnionepithels liefert, welches bei der Nachgeburt abgeworfen wird, so ist damit auch für den Menschen ein ungemein wichtiger Triangulierungspunkt für die Beurteilung des bescheidenen Repertoires der Fähigkeiten der menschlichen Keimzelle gegeben, der mit den anderen, durch die vergleichende Embryologie sowie in den Mißbildungen und Geschwülsten vertretenen Triangulierungspunkten des ontogenetischen Geschehens die Wucht und kardinale Bedeutung der Epigenesis zu erkennen, die noch unbekannten cellulären Werte der Keimzelle wenigstens zu ahnen gestattet und den Verzicht auf das Experiment sehr erleichtert. Wenn einmal die unicellulären Prozesse der Histogenese voll erkannt, wenn einmal die Arbeitsteilung im Protozoenkörper in all ihren Details ermittelt, die Cellularphysiologie genügend ausgebaut sein wird, dann wird die Anwendung dieser Erkenntnisse auf das Getriebe im Zellenstaate weitere Ausblicke und

verläßliche Erklärungen ergeben. Diese vollberechtigte Hoffnung, daß es dereinst gelingen werde, Einblick zu gewinnen in die Art und Weise, wie primitive Fähigkeiten unter dem Einflusse der differenzierenden Auslese und Anpassung vom Zellenstaate bis zu den höchsten psychischen Leistungen in vollendetem, harmonischem Zusammenwirken gesteigert werden, bestimmt uns, die weißen, noch unerforschten Felder auf der ontogenetischen Karte der Epigenesis offen zu lassen, sie nicht mit Anlage- und Vererbungssubstanzen zu überdecken und zu verschleiern, mit den wenigen unbekannten Faktoren zu rechnen und durch die unvoreingenommene Verfolgung der Epigenesis sie aufzuklären, zuerst die kardinalen, dann die Sonderbedingungen des ungestörten Geschehens zu ermitteln. Die Cellularphysiologie erhält durch den Vergleich reiche Aufschlüsse; welch wertvolle Beiträge liefert doch die Verfolgung der Furchung bei den verschiedenen Formen für die Lehre vom Teilungsmechanismus! Diese kardinale Fähigkeit der Zelle vermag, wenn sie, sei es durch bessere Approvisionierung und Ernährung der Zellen oder gleichmäßige, gesteigerte Temperatur erhöht wird, durch die rasche Vergrößerung des Zellenstaates unabsehbare Komplikationen, insbesondere auch bei der nachfolgenden Auslese ihrer Funktionen, hervorzurufen. Nicht lokalisierte Substanzen, sondern eine Erhöhung des Teilungswachstums, des Gemeingutes aller Zellen steigert die Organisation auf allen Linien und fördert die Differenzierung. Diese bringt dann wiederum infolge des erhöhten Verbrauches auch bei der Arbeitsteilung die diesen Verbrauch registrierenden Eizellen graduell auf ein höheres Niveau. So wird in unzähligen Generationen die Mannigfaltigkeit der Organisation gesteigert.

Was somit die Keimzelle der höchststehenden Formen zu so eminenten Leistungen befähigt, ist in erster Linie die Komplikation ihres unicellulären Haushalts. Die Phylogenese hat bei Warmblütlern eine Anpassung des cellulären Elementarorganismus an hochgespannte Lebensbedingungen, eine Steigerung der Assimilationstätigkeit, des gesamten Stoff- und Gaswechsels herbeigeführt, welche die Geschlechtszellen mit den somatischen Zellen teilen. Diese Steigerung der Intensität der cellulären Lebenserscheinungen hebt die unicelluläre Leistungsfähigkeit auf ein sehr hohes Niveau, welches bei der Darbietung von vorzüglich vorbereitetem Nährmaterial — mit und ohne Vermittlung des Eiwachstums — den heranwachsenden Zellenstaat zu besonderen Leistungen befähigt. Es kann nicht nachdrücklich genug betont werden, daß schon diese

Steigerung des Teilungswachstums, der Intensität, der Vielseitigkeit und der Dauer des Ringens auf allen Linien eine Fülle neuer Situationen und Gelegenheiten schafft und so — ganz abgesehen von der Disposition zu besonderen multicellulären Leistungen an cellulärer Differenzierung und Anpassung — das Kardinalerbe auch der höchststehenden Formen ist, dessen Tragweite unabsehbar erscheint. Dieses Erbe läßt sich nicht in Anlagesubstanzen, in Teilchen und Plassonten auflösen, was einem Cellularphysiologen niemals in den Sinn kommen wird. Die Erhöhung der Wechselwirkungen und der Wechselbeziehungen der einzelnen, durch Arbeitsteilung entstandenen Komponenten einer Zelle bedeutet an sich bereits die Intensität der Leistungsfähigkeit der Keimzelle. Diese unterscheidet sich aber lediglich durch ihre Indifferenz, durch ihre volle, nicht einseitig beanspruchte Differenzierungsbereitschaft, von den funktionell einseitig beanspruchten Somazellen, sie teilt mit diesen den gesteigerten Zellenhaushalt, sozusagen die Verwöhnung, welche beim Vergleich mit den im Kampfe ums Dasein stehenden, abgehärteten Elementen kleinerer, anspruchsloser, freischwärmender Zellenstaaten, die lediglich wegen des niedrigeren Niveaus ihrer unicellulären Fähigkeiten weniger leisten können, so markant zutage tritt.

Wir haben es für die menschliche Keimzelle ebensowenig notwendig wie für die eines Cnidariers, ein Idioplasma und ein Trophoplasma zu unterscheiden. Das Eiwachstum ist doch eine assimilatorische Funktion des primitivsten, cellulären Haushaltes, mithin ist auch die so unermeßlich variierbare Art der Anordnung von Laboratorium und Depot bei weiterer Vergrößerung der Fabrik unbedingt eine Funktion des als Trophoplasma bezeichneten Abschnitts. In dieser Eigenart sowie in der Beschaffenheit des Spermocentrums ist jedoch das Ringen des Teilungsmechanismus mit den Reserven, die Furchungsmechanik, das Ringen der Blastomeren und alle die sich daraus ergebenden so folgenschweren Situationen vorbedingt. Die Bildung der Zona pellucida und anderer Eihüllen muß doch — gleich anderen Abscheidungen — eine als solche variable Funktion des Trophoplasmas sein, ihre Anordnung und Elastizität nimmt aber auf das Ringen, die Formbildung der Art und des Individuums wesentlichen Einfluß. Dasselbe gilt auch von dem andere Differenzierungen leistenden Arbeitszeug, welches Metazoen nicht anders gebrauchen als Protozoen. Dieselben Kernsegmente und Chondriosomen, welche beim Wachstum der Eizelle einseitig tätig sind, werden später in ihren essentiellen, spezifisch cellulären

Bestandteilen, bei anderen Differenzierungen beansprucht. So sind also die Keimzellen bei Hoch und Nieder nicht durch Gehalt an einem mystischen, determinierenden Idioplasma, sondern durch die universelle, uneingeschränkte erhöhte Bereitschaft ihres celluläre Leistungen vollbringenden, unermeßlich variierbaren, essentiellen Arbeitszeuges ausgezeichnet, dessen Nuance sie voneinander unterscheidet.

Bei höherstehenden Formen verbietet es sich von selbst, an eine Keimbahn zu denken oder den Versuch zu wagen, im so rasch sich verzweigenden Zellenstammbaum diejenige Verzweigungsfolge zu ermitteln und zu isolieren, welche zur Bildung des Keimepithels führt. Insofern sind diese Formen eine sehr wichtige Kontrolle für die Beurteilung der bei niederen zellarmen Formen, an deren Zellenstammbaum schon frühzeitig jene Verzweigungsfolge ermittelt werden kann, erhobenen Befunde, die für die Keimplasmalehre vergewaltigt worden sind. Was an niederen Formen ermittelt wird, soll doch eine Erklärung des an den am besten bekannten höchststehenden Formen zu Beobachtenden anbahnen und erleichtern; was aber mit den Befunden an jenen schon a priori unvereinbar erscheint, kann doch nicht für die einfachen Formen mit ihrer primitiven Entwicklung angenommen werden. Was das Keimepithel der höchststehenden Formen charakterisiert, ist durchaus nicht seine Stellung im Zellenstammbaume, — in vielen Fällen ist es überhaupt nicht auf eine der zwei, zweihundert oder zweitausend ersten Zellen zurückführbar, daran ist gar nicht zu denken, — sondern die durch seine Anordnung gegebene Disposition zu weiterem Wachstum, wobei die Beschaffenheit der Unterlage eine ausschlaggebende Rolle spielt. Welch komplizierte weitere Vorgänge der Arbeitsteilung spielen sich noch späterhin ab, wenn es erst zur Follikelbildung kommt! Die Erkenntnis der Epigenesis, die hier ihren Kreis schließt, verpflichtet uns, jederzeit mit der Möglichkeit zu rechnen, daß irgendein noch indifferenter Epithelkomplex an die Stelle des Keimepithels gebracht, unter dieselben Bedingungen versetzt wie dieses, Ureier liefern könnte, also eine Vollentwicklung zuwege brächte. Wir haben gesehen, wie die Keimepithelzellen als einfache winzige Zellen an die epigenetisch ermöglichte Arbeit gingen. Wir haben sie in ihrem Wachstum verfolgt und erkannt, wie sie jene grundlegenden Dispositionen für die fundamentalste Organisation eines Chordoniers so ganz nebenbei erwerben und in der Phylogenese, bei ihrem stetig zunehmenden Wachstum blindlings in den Tag hinein arbeitend, erworben haben. Würden dieselben Zellen unter anderen Bedingungen, an anderer

Stelle, in anderer Anordnung, unter anderen Widerständen der Nachbarschaft, unter anderen Ernährungsverhältnissen, Spannungen und Beengungen stehen, so würden sie ganz etwas anderes leisten, nämlich genau das, was eben jeweils durch die betreffende Differenzierungslage vorgeschrieben wird. Blindlings und zwangsläufig, als eine Kette von spontanen Reaktionen auf die alles beherrschenden Bedingungen der Nachbarschaft und der Außenwelt kommt das Eiwachstum und seine Folgen zustande. Könnten wir die in den ersten Phasen des Wachstums begriffene, nur ganz wenig gemästete Keimzelle an einen anderen Ort versetzen, so würde sie noch zu einer sehr leistungsfähigen, der Nachbarschaft sich anpassenden zunächst überfütterten Somazelle werden, — genau so wie das Urmesodermzellenpaar des Blastulastadiums der Schnecken ins Ectoderm eingesetzt sich später z. B. an der Schalen- oder Fußbildung beteiligen würde und bei reziproker Versetzung ein zu Ectoderm werdendes Micromer in die Leibeshöhle versetzt unter genau derselben Nachbarschaft wie die Urmesodermzellen Mesodermbänder und deren Derivate liefern müßte. An solche Programme haben Entwicklungsmechaniker noch gar nicht gedacht, vielleicht weil das sicher zu erwartende Ergebnis bei Ausführbarkeit des Experiments mit ihren aprioristischen Wünschen und Anschauungen allerdings nicht in Einklang zu bringen wäre. — Doch läßt das Experiment in entscheidenden Fragen uns doch immer kläglich im Stich! —

Aber auch bei den Formen mit exquisiter Keimbahn, deren Entstehung bei Nematoden z. B. lediglich einer bestimmten Variation des Eiwachstums und der Beschaffenheit der Eihüllen zuzuschreiben ist, kämen, wenn wir diese äußeren und die durch graduelle Prävalenzen vertretenen inneren Bedingungen verändern, z. B. die Eihülle entfernen könnten, niemals jene isolierten, in einer „splendid isolation“ verharrenden, zu nichts anderem zu brauchenden Urgeschlechtszellen zustande! Könnten wir aber die nun schon einmal abseits gebliebenen, in die ventrale Rumpfwand eingeschlossenen überwachsenen sog. Propagationszellen in das Entoderm oder auch ins Ectoderm — vielleicht jüngerer großzelligerer Keime — transplantieren, dann würden wir wohl darüber staunen, wie prächtig sie sich den neuen Verhältnissen anpassen und z. B. den Körperschutz besorgen helfen würden. Andrerseits würde die rückversetzte, implantierte Ectodermzelle namentlich dann, wenn sie über etwas gesteigertes Teilungswachstum verfügte, reichlich konzentrierte Reservenreste erhalten würde, unter den Bedingungen ihrer Um-

gebung wohl nichts anderes als entweder einen langen gewundenen Hodenschlauch oder einen gegabelt auswachsenden, kürzeren Eischlauch hervorbringen können, mit gewissen Modifikationen vielleicht, aber im wesentlichen doch wohl gleich, denn unter denselben Bedingungen muß auch dasselbe geschehen, und die meisten, die wichtigsten Bedingungen treffen zu. Die Abwerfung der keulenförmigen, schwerfälligen, bei der Kontraktion nicht zu bewältigenden Enden der für rasche Weiterteilung der wie Geschwindigkeitshebel arbeitenden somatischen Zellen sozusagen unpraktischen, unförmigen dicken langen Chromosomen ist als ein Beitrag zur Cellularphysiologie zu behandeln und als ein Symptom der Behinderung und Erlahmung des Kontraktionsmechanismus — genau so wie der Dotterlappen oder Pollappen einiger Schnecken — zu betrachten. Es war eine unglückliche Kombination der Befunde, als man darin eine Eliminierung einer überflüssigen, hinderlichen, hemmenden Erbmasse erblickte, etwa so, wie man die Bildung der Richtungskörperchen ganz irrtümlicherweise als eine Entledigung der Eizelle von gewissen, die Entwicklung offenbar hemmenden Teilen ihres Zellkörpers und ihres Zellkernes aufgefaßt hat. Es ist doch in erster Linie das Ergebnis des kontrollierenden Vergleiches zu berücksichtigen, daß jene Erscheinung der Kerndiminution durchaus nicht bei allen Nematoden, sondern lediglich nur bei Ascariden vorkommt, auch sollten die Verhältnisse bei chromosomenreicheren und bei höherstehenden Formen jene Auffassung schon von vornherein als außerordentlich bedenklich erkennen lassen.

Wir haben also auch bei den höchsten Formen nicht die geringste Veranlassung, Keimepithel und indifferente epitheliale Keimblätterzellen als etwas irgendwie prinzipiell Differentes hinzustellen, und müssen daher die Lehre von der Keimbahn in ihrer bisherigen Form a limine abweisen. Es läßt sich lediglich der Stammbaum und die Sukzession von Situationen und Gelegenheiten verfolgen, welche indifferent gebliebenen Zellen die Anteilnahme an zellenstaatlicher Arbeitsleistung versagen, andrerseits die Möglichkeit schaffen, in gesteigertes Teilungswachstum einzutreten und an dem in Arbeitsteilung entstandenen Zellenstaate zu schmarotzen. Der einfache, sich so ganz und gar im Rahmen des Unicellulären abspielende Vorgang des Eiwachstums, welcher bei so vielen Somazellen in seinen ersten Anfängen unter wenig geänderten Bedingungen sein Analogon findet, ist nicht mit der Art und Weise zu vergleichen, wie man Kindern Süßigkeiten in ein sog. Wunderknäuel einspinnt. Nicht

mystische organbildende und morphoplasmatische Stoffe werden beim Eiwachstum eingewoben, sondern es findet eine simple, getreue, wahllose Registrierung des mütterlichen Stoffbedarfes und Stoffumsatzes und eine cellulärem Haushalte und dem Fortgange dieser Arbeit angepaßte Anordnung der so gebildeten Reserven an rohen Bau- und Nährsubstanzen statt, und in dem Maße als das Depot immer größer und größer wird, ergeben sich dann jene Dispositionen zu den grundlegenden Wachstumsdifferenzen. Ehe diese einen gewissen Grad, eine gewisse Reaktionsschwelle erlangen, kann die heranwachsende ungeschlechtliche Keimzelle oder die Oocyte gar nichts leisten, sie brächte nicht einmal die Gastrulation oder die Bildung eines Keimknotens bei Placentaliern zuwege. Alles muß erst in so überaus einfacher Weise, als eine Begleit- und Folgeerscheinung anhaltenden Eiwachstums bei Hoch und Nieder erworben werden. Diese Tatsache steht aber mit der von Vererbungstheoretikern und Entwicklungsmechanikern geforderten Annahme der Kontinuität einer besonderen Erbmasse, des Idioplasmas, in grellem Widerspruche. Die Kontinuität der Zelle scheint für solche Spekulationen nicht zu genügen, es soll noch ein in der Zelle enthaltenes, in den Chromosomen, den Mitochondrien oder in irgendwelchen Winkeln des Plasmas deponiertes Keimplasma als Erbmasse vorhanden sein, und dieses wird als unsterblich hingestellt, während die nur als Träger gedachte Zelle ignoriert wird. Die Verfolgung des Eiwachstums lehrt uns etwas ganz anderes. Alles und jedes muß bei Protozoen wie beim Menschen erst durch spezifisch celluläre Arbeit erworben werden, und speziell diejenige grobe Anordnung des Plasmas, welche die Keimzelle dazu befähigt die grundlegenden Formbildungen einzuleiten, ihren Abkömmlingen die ersten Griffe und Stellungen in jenem Ringen vorzuschreiben, in dessen weiterem epigenetischem Verlaufe sich alles folgende ergibt, ist das Werk der schlichten cellulären Tätigkeit beim Eiwachstum. Die Keimzelle bestimmt die Formbildung durch ihre Veranlagung zum Teilungswachstum und jene, so fein abgestimmte und variierbare bilaterale Polarität, die erst ganz allmählich schrittweise erworben werden muß. Die Austragung des Ringens wird stets auch durch äußere Bedingungen bestimmt. Dies paßt alles nicht in den Rahmen einer Erbmasse; von einer Kontinuität von Anlagesubstanzen für Organbildung kann daher überhaupt gar keine Rede sein, es werden auch nicht junge unfertige Anlagesubstanzen für die Formbildung während des Eiwachstums in vollwertige reife organbildende Substanzen übergeführt, denn die

Keimzelle ist nicht ein Zauberball, die Entwicklung führt vor uns keine Taschenspielerkunststücke auf, sondern bewegt sich offen, in der Phylogenese wie in der Ontogenese auf breiten, durch die Epigenesis vorgezeichneten cellulären Bahnen, welche nicht durch bequemes Spekulieren am Schreibtische, sondern nur durch eine sorgfältige, bei den Umwandlungen des Keimepithels einsetzende formale Analyse des epigenetischen Geschehens der Entwicklung zu ermitteln ist. —

Die ungeheure Variabilität der quantitativen und qualitativen Verhältnisse des das Ringen in den Blastomeren und unter den Blastomeren veranlassenden Eiwachstums, welche in letzter Linie auch auf die durch unzählige Generationen hindurch wirkenden, verschiedenen äußeren Entwicklungs- und Lebensbedingungen zurückzuführen ist — also ein umfassender Komplex der inneren und äußeren Entwicklungsbedingungen — bringt es mit sich, daß die Reaktionen auf die in der ganzen Metazoenwelt wie eine Universalerscheinung, eine Grundschablone auftretende, bei jeder Steigerung des Eiwachstums sich gleichermaßen zwangsläufig als Begleiterscheinung sich einstellende Polarität und Bilateralität in verschieden gearteter Weise zum Ausdrucke kommen, in deren besonderer Anordnung sich das Walten der Epigenesis so markant äußert. Der Grundton aber ist derselbe: die Veranlagung zu Wachstumsdifferenzen. — In anderer Weise beeinflußt keine Keimzelle — abgesehen von ihrem ersten Produkt der Eihülle — die Formbildung, das Werk ihrer Abkömmlinge. Jene mannigfaltig abgestufte Wachstumsdifferenz wird den äußeren Umständen und der Epigenesis gemäß eben in verschiedener, unendlich mannigfaltiger Weise ausgetragen. Wenn wir die Bedingungen, welche dies bestimmen, kennen, so ist die Sachlage auch erklärt. Wenn wir z. B. sehen, daß bei so vielen Wirbellosen der Dotter derart angeordnet und beschaffen ist, daß er schon bei der ersten Teilung von dem mit ihm ringenden Teilungsmechanismus nicht vollends bezwungen wird, die beiden ersten Blastomeren in auffälliger Weise ungleich groß sind, so ist doch damit für alles Weitere eine gewisse Marschroute gegeben. Jene quantitative Ungleichheit, die noch keine Ungleichartigkeit ist und nur zu Wachstumsdifferenzen disponiert, gleichviel, ob diese früher oder später zur Austragung kommen, begründet z. B. unter den bei gewissen Mollusken bestehenden Verhältnissen, die, wenn auch nur ganz entfernt, gewisse Analogien mit der Morulabildung bei Säugern aufweisen, eine dauernde Hegemonie des D-Quadranten. Die weitere Furchung,

die epibolische Überwachsung der Macromeren muß hier früher oder später zu Ungleichheiten führen, die zur Abdrängung marginaler, jüngster Zellen oder zu paratangentialer Teilung führen. So kommt in diesem Quadranten ein Zellenpaar ins Innere. An der Oberfläche ist damit ein Ausgleich zustande gekommen. Die Innenzelle kann unter der neu gegebenen Anordnung, in der neuen Nachbarschaft nichts anderes als zu einer Urmesodermzelle werden. Meist ist sie zu dieser Zeit bereits in zwei geteilt. Jede andere Zelle müßte in dieser Situation, wie wir oben gesehen haben, dasselbe leisten. Gelingt es experimentell, die ungleiche Größe der vier ersten Blastomeren, insbesondere des D-Blastomers, einzuschränken und damit jene Wachstumsdifferenz, die durch gröbste quantitative Verhältnisse gegeben ist, aufzuheben, dann wird auch der Effekt, die Reaktion während der Furchung, ausbleiben. Es gibt Formen (*Dentalium*, *Ilyanassa*), bei denen dies durch die besondere Gunst der Verhältnisse, nämlich infolge einer besonders auffälligen Steigerung des Dottergehaltes oder einer gewissen Schwächung des Teilungswachstums dadurch ermöglicht ist, daß dieses Übermaß als Dotterlappen zur Zeit der höchsten Konzentration temporär abgenabelt wird, indem sich der kontraktionsfähige Teil des Protoplasmas von diesem nicht zu bewältigenden Ballast abgrenzt. Bei den folgenden Teilungen wird er nach Einverleibung in der Erschlaffungsperiode bezwungen und äußert aber dann in der oben angegebenen Weise seine Hegemonie. Wird nun dieser Dotterlappen künstlich im richtigen Moment total abgenabelt, entfernt, so fällt jene Disposition mit einem Schlage weg, es entsteht keine Urmesodermzelle. Leider gibt es bei höheren Formen keine so einfache Gelegenheit, Wachtumsdifferenzen und Beengungen sowie deren Folgen mit einem Schlage aufzuheben. Sollen nun wirklich mit jener völligen Abnabelung des Dotterlappens mesodermbildende Substanzen entfernt sein, oder soll jenes Übermaß an Dotter denn wirklich als spezifischer „Stimulus“ für die Mesodermbildung, als eine Erscheinung der Entelechie betrachtet werden, darf das simple, blindlings spontan erfolgende Geschehen, das epigenetisch ausgetragene Ringen in so mystischer Weise gedeutet oder gar als ein Beweis für die Entstehung und Lokalisation organbildender Substanzen, für die Mosaiktheorie angegeben werden? Mit solch geheimnisvollen Erörterungen und gar nichts erklärenden Umschreibungen, die nur zu deutlich den Mangel an formalanaytischer Durcharbeitung des Problems erkennen lassen, kann sich der Epigenetiker nicht befreunden. Sein Stolz ist es, möglichst wenig in

die Keimzelle hineinzulegen, anzunehmen und den gewaltigen Erwerb desselben klar zu erkennen. „Non multa sed multum", nicht unzählige organbildende Substanzen, sondern wenige, aber breitspurige, nie versagende, wie die physiologische Mehrfachbildung lehrt, sozusagen auf mehrfache Sicherheit — von der natürlichen Zuchtwahl — geprüfte fundamente, lapidare Dispositionen zum Ringen und damit zur Formbildung sind in der Keimzelle gegeben, womit der Epigenesis ganz bestimmte Bahnen gewiesen sind. Diese Dispositionen zu Wachstumsdifferenzen sind noch lange keine Anlagen für Organbildung, eine und dieselbe Disposition kann der Anlaß zum sukzessiven Erwerbe der verschiedensten Organe werden (dorsale Gastrulawand sämtlicher Chordonier). An den Placentaliern, deren Keimzellen von allem entbehrlichen Ballast bei der phyletischen Verfeinerung ihrer Lebensführung befreit wurden, treten diese fundamentalen Prävalenzen und Dispositionen zu ungleichem Wachstum um so deutlicher hervor. Schon die ersten Blastomeren zeigen die groben Reaktionen (manchmal auch ungleiche Größe), die bei weiterer Aufteilung des Plasmas bei der weiteren Verzweigung des jungen Zellenstammbaumes immer auffälliger werden. Dadurch aber, daß das Eiwachstum, der Dottererwerb so eingeschränkt werden mußte, wurde der Keimling ganz und gar auf den Uterus angewiesen, an dessen Stoffcirculation er schon im Gastrulastadium angeschlossen wird. Dadurch gewährt uns die Natur die weitgehendsten Rückschlüsse auf das Verhältnis der Nahrungsreserven der meroblastischen, oviparen Formen zur Entwicklung. Würde die Placentalierentwicklung in jenen früheren Stadien unterbrochen, ein therapeutisches Curretement ausgeführt, so würde von diesem Momente an das, was da die Mutter sonst dem Embryo zu seinem weiteren Wachstum und zu seinen ebenso epigenetisch erfolgenden Differenzierungen dargeboten hätte, von deren eigenem Soma und zwar in prinzipiell derselben Weise zum Ersatz dessen verbraucht werden, was beim Embryo aufgebaut worden wäre. Es würde mutatis mutandis dasselbe geschehen, wie wenn eine Henne ihre eigenen Eier frißt. Was ist also mit der Erbmasse, den morphoplasmatischen und Anlagesubstanzen für die Differenzierungen geschehen? — Wer sich solche Fragen vorlegt, wird niemals ins Lager der Neoevolutionisten übergehen können und Haeckel begreifen lernen, wenn er in seinen lapidaren tiefsinnigen Worten davon spricht, daß aus Gleichartigem (ersten Blastomeren) Ungleichartiges entstehe. Kein Epigenetiker, kein formaler Analytiker wird je einen treffenderen Ausdruck, eine bündigere Darlegung dieses fundamentalen

Sachverhaltes finden, keine schärfere Richtlinie für die Erkenntnis der vitalsten Probleme der Menschheit ziehen können. —

Könnten wir irgendeine kugelige, in lebhafter Assimilation begriffene Zelle eines Keimblattes oder eine solche noch nicht zu einseitig beanspruchte (indifferenzierungs-, voll anpassungsfähige) Somazelle eines Säugetierfetus an die Stelle einer ganz jungen Oocyte in einen Pflüger'schen Eischlauch der betreffenden Species versenken, sie also unter solche Bedingungen bringen, daß sie sich eine Zeitlang mästen, polarbilateral heranwachsen, dann befruchtet werden, im Uterusepithel einen neuen Nährboden gewinnen könnte, so würde diese Zelle unter so günstigen äußeren Bedingungen sicherlich imstande sein, ein vollendetes Soma zu erzeugen, d. h. der Epigenesis so breite Ansatzflächen zur Entfaltung ihrer Hebel zu gewähren. Leider sind solche und andere Experimente nicht ausführbar. Auch Transplantationen von Säugetierovarien auf Placentalier verschiedener Species und Ordnungen sind nicht möglich, weil sich das Organ dem artfremden Chemismus nicht rasch genug anpassen kann. An die Aufzucht von befruchteten Keimzellen in artfremden Geschlechtswegen ist kaum zu denken. Transplantationen von trächtigen Uterussegmenten ergeben keine eindeutigen Entscheidungen, denn es handelt sich in erster Linie darum, den bestimmenden Einfluß der Uteruswand auf die Gruppierung der Blastomeren, die Austragung der Wachstumsdifferenzen, ferner den Einfluß der osmotischen Druckverhältnisse auf den Ablauf der ersten, grundlegenden Entwicklungsvorgänge zu demonstrieren. Wenn nur das allgemeine Zellenleben aufrecht erhalten werden könnte, das Teilungswachstum voll zur Geltung kommen und die minimalen ersten, durch das Eiwachstum geschaffenen Prävalenzen ihre Reaktionen bedingen würden, so wäre bereits sehr viel gewonnen. Es wird die Entwicklung in Anpassung an die neuen Verhältnisse ihren Fortgang nehmen, im Laufe der intrauterinen Stoffzufuhr werden vom jungen Zellenstaate dieselben Differenzierungen geleistet, welche auch die Nährmutter aufweist. Die Zelle braucht anfangs nichts besonderes zu enthalten und zu erhalten, sondern nur gemäß der durch das Eiwachstum geschaffenen Dispositionen für das Teilungswachstum in die Entwicklung einzutreten; das Ringen wird seinen Fortgang nehmen, und alte und neue Anpassungserscheinungen werden eintreten. Die Abkömmlinge höchststehender Formen brauchen nur in

die Gelegenheit zu kommen, um mit ihrem an sich bescheidenen cellulären Stamm- und Betriebskapital zu wuchern. Weite Strecken der Entwicklung können lediglich mit gewöhnlichen unicellulären, im allgemeinen gesteigerten Fähigkeiten zurückgelegt werden. Embryonen mit vielen Segmenten können noch aus ganz gleichartigen Zellen bestehen, alle grundlegenden Formationen besitzen, ohne daß andere Fähigkeiten verwendet worden wären als diejenigen, welche auch die Protozoen aufweisen. Alles leistet ein durch das Eiwachstum eingeleitetes differentielles Teilungswachstum. Rasch und unaufhaltsam, alle Schwierigkeiten, die der Zellenstaat bietet, überwindend, nimmt das Ringen, nimmt lokal gesteigertes und sich stetig, neuerlich, da und dort steigerndes beengtes Wachstum seinen Weg. Eine Situation ergibt bei dessen Fortgang die andere. Wenn nur das Teilungswachstum nicht erlahmt, die Approvisionierung stets gleichen Schritt hält, das Angebot der Nachfrage entspricht, so kann auch speziell bei den höchsten Formen aus einfacher richtunggebender Ausgangssituation mit überraschender Schnelligkeit vor dem Eintritt geweblicher Differenzierung viel mehr geleistet werden, als niedere Formen, im harten Kampf ums Dasein sich kümmerlich nährend, hervorbringen. — Könnten sich somatische oder Keimzellen solcher niederer Formen rasch genug an hochgespannte Lebensbedingungen, an hochgradige Abhängigkeit von äußeren Lebensbedingungen gewöhnen bzw. anpassen, wären die Unterschiede im Chemismus so leicht zu überbrücken, könnten wir solche Zellen in einen Follikel eines Placentaliers transplantieren, so würden sie beim Erwerbe desselben polarbilateralen Eibaues auch dieselben Reaktionen in einem rasch ablaufenden Teilungswachstum zeigen und unter denselben Außenbedingungen dieselben Keimblätter und folgenden Formationen liefern.

Ein geschickter Arbeiter wird auch Verrichtungen, die ihm gänzlich ungewohnt und fremd sind, leichter besorgen, sich leichter neuem, ungewohnten Materiale anpassen als ein ungeschickter primitiver Arbeiter. Der Geschicklichkeit und Übung solcher Arbeiter entspricht die erhöhte celluläre Bereitschaft, die Verfeinerung des cellulären Haushaltes und Arbeitszeuges bei hochgezüchteten Protozoen oder den Keimzellen hochstehender Metazoen, denen die fortgesetzte Teilung und das Leben im Verbande die Gelegenheit gewährt, diese Geschicklichkeit vielseitiger auszunützen. — Wenn die Entwicklung hochstehender Formen gewisse Momente erreicht hat, in denen da und dort Differenzierungen einsetzen, so

werden den Zellen mit komplizierterem Haushalte, mit gesteigerter Universalität dann, wenn es ihre Anordnung gestattet und das ihnen dargebotene Rohmaterial sie besonders dazu befähigt, auch besondere Leistungen vollbringen können, zu denen sie die sich epigenetisch ergebenden Umstände veranlaßt haben. Die formale Analyse hat zu ermitteln, wie und unter welchen Bedingungen dies möglich ist und zwangsläufig sich abspielt. So kann also eine an sich einfache Zelle sich epigenetisch ergebende Anpassungen leisten, die zu höchster Vollendung führen. Diese müssen also durchaus nicht qualitativ schon in der Keimzelle — z. B. der Placentalier — determiniert sein, sondern sind ganz und gar von der Stoffzufuhr abhängig, das Werk der Epigenesis. Die Keimzelle tritt nicht wesentlich anders in die Ontogenese ein als die Urahnenzellen in die Phylogenese. Bei der Entwicklung in einen art- oder gattungsfremden Uterus müßte gerade diese Erscheinung der Epigenesis — allgemeine Anpassungsfähigkeit des Zellenhaushaltes an den fremden Chemismus vorausgesetzt — besonders auffällig sein. Die Differenzierungen müßten sich nach dem Angebote richten, und das Zellmaterial würde in den verschiedenen, durch das ringende Wachstum geschaffenen Situationen gemäß der Verschiedenheit des Rohmateriales auch quantitativ und qualitativ ganz andere Abscheidungen erzeugen. Es würden z. B. im einen Falle mehr Horn- oder Chitingebilde mit eigenartiger Pigmentierung, im anderen mehr Kalkskelete, stärkere Muskulatur oder auch art- bzw. gattungs- oder ordnungsfremde Differenzierungsweisen zustande kommen.

Der Umstand, daß geweblich vollkommen übereinstimmende Differenzierungen (Cuticularbildungen, Knorpel, Fibrillenbildungen etc.) bei Formen entstehen, die im Systeme weit auseinander liegen, einen gänzlich verschiedenen Chemismus besitzen, legt bei Protozoen und Metazoen weiteres Zeugnis von der Einheitlichkeit der fundamentalen, durch diese sekundären Anpassungen nur wenig veränderten cellulären Strukturen sowie vom einheitlichen Wirken der Epigenesis, speziell der funktionellen Anpassung ab, unter deren Zwange auch aus chemisch differentem Material dieselben oder ganz ähnliche Strukturen zustande kommen. Übereinstimmende Komponenten der chemischen Konstitution müssen wohl vorhanden sein und dieser Differenzierung ihre eigene Note aufprägen und erleichtern. Sicherlich bestehen bei diesen Differenzierungen aber hinsichtlich der chemischen Konstitution auch viele Ungleichartigkeiten. So kann also die Epigenesis, so paradox es klingen mag, auch aus chemisch

verschiedenen Zellenkomplexen, deren Elemente unter sich gleichartig sind, dasselbe Ungleichartige, d. h. dieselbe Differenzierung und Struktur, erzeugen. Durch Anpassung erworbene Veränderungen in der chemischen Konstitution müssen also die Epigenesis nicht unbedingt in verschiedene Bahnen lenken, stets dominiert der Einfluß anderer, innerer und äußerer Entwicklungsbedingungen. Der Mechanismus der cellulären Arbeitsleistung ist derselbe, nur das arbeitende und zu verarbeitende Material ist verschieden.

Das eine wissen wir also, daß sich die Eizelle als Registrator des mütterlichen Stoffverkehrs bei den verschiedenen Organismen nur hinsichtlich gradueller primitiver Fähigkeiten Einzelliger sowie durch quantitative und qualitative Verschiedenheiten der aufgefangenen und aufgestapelten Nahrungsreserven auszeichnet, bei deren Wirksamkeit unter Bildung eines Zellenstaates ein sich hierbei epigenetisch ergebender gewaltiger Bedingungskomplex die Divergenzen in der Entfaltung und Steigerung unicellulärer Fähigkeiten, insbesondere des Teilungswachstums und der Differenzierung, beherrscht. Diese Erkenntnis steht fest. Die physikalische Variabilität des Eibaues hat bei Hoch und Nieder in formativer Hinsicht eine Variabilität des gewaltigen, epigenetisch sich ergebenden Bedingungskomplexes der Entwicklung zur Folge, deren äußerste, uns meist noch unbekannte Glieder individuelle Charaktere bestimmen.

Hätte je das Menschengeschlecht von einem einzigen Paare seinen Ursprung genommen, so würde dieses der befruchteten Eizelle und die heutige Organisation und Leistungsfähigkeit der menschlichen Gesellschaft dem fertigen Organismus entsprechen. Den zellenstaatlichen Fähigkeiten und Leistungen der Urmenschen entsprechen in diesem Vergleiche die cellulären Fähigkeiten der Keimzelle. Nichts von den Leistungen und Gliederungen war damals fest bestimmt. So wie nun ein zweites identisches, ganz primitives Menschenpaar unter denselben Bedingungen in der staatlichen Organisation seiner Abkömmlinge seine primitiven Fähigkeiten ebenso steigern und vollenden kann und wie dann in der letzten Phase dieses gewaltigen Werdeganges die Menschheit als Gesamtheit dieselben Sonderungen gewinnen würde, so gleichen auch die Individuen der einzelnen Arten in ihren Grundzügen einander, und das, was ihre individuellen Charaktere bedingt, hängt z. T. von den Änderungen der letzten Glieder jenes schier unermeßlichen epigenetischen Bedingungskomplexes ab, der das sukzessive aus einfachsten

Anfängen entstandene Werk der Vergangenheit ist. Individuelle Verschiedenheiten, der Beginn weiterer Verzweigung des Metazoenstammbaumes, müssen also durchaus nicht in einer spezifischen, essentiellen Veränderung der Ausgangszelle ihren Grund haben. Minutiöseste graduelle Veränderungen genügen. Alles ist im Laufe der Entwicklung durch die Veränderung äußerer und innerer Entwicklungsbedingungen in durchaus epigenetischer Weise veränderlich. Durch gleichsinnige Anpassungsweisen können gleichsinnige Abänderungen zustande kommen Die vergleichende Analyse des ungestörten Geschehens liefert bereits eine kaum zu bewältigende Fülle von Beweisen, welche zielbewußt ausgeführte Experimente unter günstigen Umständen kontrollieren und erweitern können. Der Vergleich der Entwicklung mit einem Ringkampfe oder mit dem Fortschritte der biologischen Wissenschaft selbst, ist auch in dieser Hinsicht sehr lehrreich. Diese historische Auffassung der Entwicklung, der umfassende Vergleich mit den primitiveren, denselben prinzipiellen Werdegang in früheren Phasen mit Varianten darbietenden niedrigeren Formen ermutigt uns, der ungeheueren Aufgabe der Erforschung der epigenetischen Entstehung des Menschen näher zu treten. Das Prinzip, vom Einfachen zum Komplizierten vorzuschreiten, findet in jeder Ontogenese seine Bestätigung, und alles, was die Keimzelle an minutiösen Verschiedenheiten in ihrem Zellbaue darbietet, spielt sich im Rahmen einer primitiv funktionierenden, mit wenigen Fähigkeiten versehenen einfachen Zelle ab, die sich zu dem, was aus ihr hervorgeht, nicht anders verhält als ein erstes Menschenpaar zu einer in voller und weitestgehender Arbeitsteilung organisierten, höchststehenden menschlichen Gesellschaft.

Die Unterschiede, welche die Keimzellen der Metazoen darbieten, betreffen somit nur die Disposition zur Entfaltung unicellulärer Fähigkeiten. Graduelle Unterschiede im Teilungswachstum verändern bereits die gesamte Formbildung, sie können nicht für einzelne Keimblätter und später auftretende Organe systemisiert und a priori lokalisiert sein. Alles dies ist das Werk des Zellenstaates, der Epigenesis, zu dem die Keimzelle vor allem das universelle Mittel der Teilung, das grobe Handwerkzeug liefert; alles könnte, wie jene Triangulierungspunkte erkennen lassen, jeden Augenblick anders werden, nie und nimmer können im ersten Gliede der Bedingungskette auch alle folgenden enthalten sein. Die Wachstumsunterschiede betreffen auch die Protozoen, sie kommen an den Metazoen nur wegen der Staatenbildung so sehr zur Geltung. Genau

so wie Protozoen unterscheiden sich ferner die Keimzellen hinsichtlich der Differenzierungsbereitschaft, deren Verschiedenheit zum Teil auf verschiedenen Chemismus in den Urahnenzellen zurückgeführt werden kann oder erst allmählich erworben wurde. Die Ausbildnug eines Kalkskelets oder der Schalen und Chitinpanzer sind primitivste, derartige Eigenschaften, welche sukzessive in der Folge der Generationen durch die Variabilität der Assimilation und die Registrierung des mütterlichen Stoffwechsels beim Eiwachstum, durch schmarotzendes Abfangen vom Stoffverkehre allmählich gesteigert wurden.

Bei der intrauterinen Ernährung der Placentalier, von *Peripatus* sowie anderer Formen kommt dieses Zwischenträgersystem in Wegfall, die Keimzelle wird kleiner, sie nähert sich in dieser Hinsicht den Ausgangszuständen. Allerdings darf nicht übersehen werden, daß die Komplikation, die Steigerung des Zellenhaushaltes im Säugerorganismus die Aufstapelung großer Nahrungsreserven unmöglich macht, weil diese solches Zellenleben gefährden. Das Eiwachstum hält sich also in beschränkten Graden und wird, je höher die Organisation des Warmblütlers ansteigt, immer mehr reduziert. Die Selektion hat jene Formen gezüchtet, bei denen die Epigenesis als spontane Varianten jene Anordnung der Geschlechtswege zustande brachte, welche die Dauerentwicklung in denselben ermöglichte. Die Einschränkung des Eiwachstumes ging soweit, als es eben die Phylogenese mit all ihren Faktoren gestattete, soweit dies möglich war, ohne daß jene so überaus wichtigen, das Wachstum und das Ringen in bestimmte Bahnen leitenden, als Begleiterscheinungen erworbenen Besonderheiten des Eibaues nicht beeinträchtigt wurden. Die Einschränkung des Dottererwerbes konnte unter der beständigen Kontrolle der Zuchtwahl jenen Grad, jenes Minimum der Reaktionsschwelle erreichen, in dem die Disposition zu ungleichem Wachstum für den heranwachsenden Zellenstaat vollwirksam erhalten bleibt. Infolge der bei Warmblütlern gesteigerten allgemeinen Arbeitsleistung der Zellen mußten diese Wachstumsdifferenzen an sich bereits viel intensiver wirksam werden. Auch die Keimzellen der Primaten, von denen die menschliche an Größe etwa jener des Amphioxus entspricht, weisen jenen polar-bilateralen, erst beim Eiwachstum erworbenen Bau auf, dessen Reaktionen das Furchungsbild bestimmen; dies ist das Wesentlichste, was sie für die Formbildung besonderes mitbringen. Unter den geänderten übrigen Bedingungen kommen diese Wachstumsdifferenzen viel anhaltender zur Austragung. Die erste Reaktion, welche bei Amphioxus

die Gastrulation herbeiführt, ist die Sonderung des Keimknotens, welche bei vielen Placentaliern ganz an die unter ähnlichen Bedingungen zustande kommenden Erscheinungen bei den amerikanischen *Peripatus*-Arten erinnert. Immer engere Kreise zieht dann jene Disposition zu ungleichem, Beengungen und Steigerungen, lokale Zellenvermehrung und Formbildung bedingendem Wachstum; die Entstehung des Primitivstreifens der Placentalier ist der nächste Erwerb, und die völlige Konzentration und Anstauung des Wachstums an dessen Vorderende bildet einen folgenden Wendepunkt, eine intimste Reaktion auf jene Veranlagung zu ungleichem Wachstum. Wie aber diese Wachstumsdifferenzen, dieses Ringen ausgetragen werden, dies entscheidet z. T. die im Wachstum relativ zurückbleibende, hemmende und hinderliche, nicht gleichen Schritt haltende Umgebung. Soweit also diese so fein abgestufte, im Verlaufe des Ringens immer engere Kreise ziehende Disposition zu ungleichem Wachstum — welche an sich noch keine spezifische Organbildung bedeutet und deren Austragung ganz von den Begleitumständen abhängt — noch gesichert erscheint, konnte das Eiwachstum reduziert, der Dotterballast verringert bzw. der Zellenhaushalt so verfeinert werden, daß er keine größeren Depots gestattet. Es spielt bei dieser polaren Bilateralität nicht so sehr die grobe Menge des Depots als die Konzentration der Reserven sowie engere Lokalisation des exzentrisch werdenden Laboratoriums eine große Rolle, was von allen Metazoen gilt, bei den Placentaliern aber besonders prägnant hervortritt. Die den Kern beherbergenden Abschnitte des Zelleibes, welche sich als Fabrik, bei der Assimilation, den Synthesen besonders hervortun, werden später auch zum Teilungswachstum besonders geeignet erscheinen, womit ja bereits für die Abkömmlinge der Plasmaregionen Dispositionen zu Wachstumsdifferenzen gegeben sind. Ein hochgezüchteter Haushalt und jene Dispositionen sind also alles, was die Keimzellen der Placentalier mitbringen, alles andere wird erst während der Entwicklung sukzessive vom mütterlichen Nährboden aufgenommen. Die Dottermitgift der Keimzellen — s. l. (d. h. die Gesamtheit der Reserven) — ist bald aufgebraucht, und es treten dann bereits äußere Entwicklungsbedingungen in Kraft, denn der mütterliche Nährboden bedeutet ein Stück Außenwelt für den Keimling. So tritt uns diese Einschränkung des Dottererwerbes als ein Atavismus entgegen, der einer maximalen Frühreife eines meroblastischen Eies oder den frühen Phasen des Erwerbes des Eiwachstums in der Phylogenese entspricht. Die Keimzelle wird durch die Verringerung des Depots und ihrer Wirksamkeit entschieden

einfacher gebaut, ihr celluläres Arbeitszeug tritt mehr hervor. Es zeigt sich, daß die Reserven trotz aller ihrer Vielseitigkeiten, wenn sie von der groben Assimilation beim Teilungswachstum beansprucht werden, auch diesem genügen müssen, etwa so, wie wenn ein Taglöhner die Gerichte eines Feinschmeckers verzehrte. Auch was der mütterliche Nährboden in den ersten Zeiten des Bauens benötigt, wird elektiv mit gewöhnlichem Rohmateriale bestritten. Erst wenn die Differenzierung, jene Zuchtwahl unter den Dispositionen zur Entfaltung unicellulärer Leistungen in den einzelnen Zellenkomplexen einsetzt, wenn diese unter verschiedene Bedingungen geraten, wird genau so wie im mütterlichen Soma dasjenige beansprucht, was jeweils verwendbar ist. Auch diese Bedingungswahl findet im Freileben der Organismen und in der züchterischen Praxis ein vollkommenes Analogon. Wir können aber dem mütterlichen Stoffreservoir auch der höchstgezüchteten Formen ebensowenig eine spezifische organbildende Tätigkeit zuerkennen wie etwa der aufgenommenen Nahrung oder dem Dotterreservoir des Eies, welches der Embryo doch eigentlich im wesentlichen in genau derselben Weise beansprucht wie der Organismus, der ein Ei verzehrt.

Die immensen Vorteile, welche der Erwerb der immer länger währenden intrauterinen Entwicklung darbot, werden erst verständlich, wenn wir uns die langwierige und mühsame Art des Eiwachstums oviparer Formen, die Synthese der konzentrierten Reserven, welche im Laboratorium der Oocyte aufgespeichert werden, und dann die Aufspaltung von Eiweiß, Kohlehydraten und Fetten beim Abbau dieser Reserven, die nachfolgende Resynthese der Aufspaltungsprodukte vergegenwärtigen. Bei intrauteriner Entwicklung ist dieser Prozeß wesentlich abgekürzt, vereinfacht, der junge Zellenstaat, der Embryo und Fetus wächst und differenziert sich nun mit dem Materiale, welches der mütterliche Organismus im wesentlichen so wie seinen eigenen Geweben fortdauernd direkt darbietet. Welche Zellenkomplexe und in welchem Grade sie die korrespondierenden Differenzierungen leisten, darüber entscheidet stets die Epigenesis, der Zellenstaat; auch diese Funktion der Gelegenheit kann nicht vorher bestimmt sein. Das Erbe der Vergangenheit muß somit das Gemeingut aller Zellen sein, die in dieser Hinsicht infolge der Variabilität des Eiwachstumes nur graduelle Unterschiede zeigen können. Nachdem die Steigerung unicellulärer Fähigkeiten erst im Zellenstaat nach Maßgabe der hierzu günstigen Gelegenheit erfolgt, das Werk des Zellenstaates ist, so kann die Komplikation, welche die Keimzellen in unermeß-

licher Mannigfaltigkeit darbieten, nicht so groß sein, daß sie nicht allen Furchungszellen zuteil würde. Ob letztere diese Fähigkeiten steigern oder vernachlässigen, kann in der Eizelle noch nicht bestimmt sein. Der von Gegenbaur und Haeckel geforderte einfache celluläre Charakter der Keimzelle wird durch diese graduelle Steigerung des bescheidenen Repertoirs unicellulärer Fähigkeiten nicht im mindesten beeinträchtigt, und es erscheint daher als eine sehr unpraktische, kurzsichtige Vorstellung, alle Organbildungen und Differenzierungslokalisation in die Keimzelle zu verlegen, die Keimzelle mit den Werken des Zellenstaates zu rubrizieren und so in engster Perspektive ein ungeheuerliches Chaos zu konstruieren. —

Nachdem erst im Laufe der Entwicklung der Zellenstaat die unicellulären Fähigkeiten seiner Komponenten ausliest und steigert, so ist der Verzicht, den die einzelnen Zellen bei der Arbeitsteilung und einseitigen Differenzierung auf die nicht benützbaren Fähigkeiten leisten müssen, nicht sehr groß, jedenfalls steht er in keinem Verhältnisse zu dem Erfolge der Arbeitsteilung und Differenzierung. Die Keimzelle und ihre Abkömmlinge bringen sozusagen nur die rohen Potenzen mit, von denen zunächst nur die Teilungsfähigkeit allgemein gesteigert wird. Erst die differenzierende Auslese verfeinert die anderen Potenzen. So arbeitet also die Entwicklung bei der Bildung des Zellenstaates und seiner Organe trotz mancherlei Verzicht dennoch mit großer Ökonomie. Die einzelnen dotterhaltigen Zellen holoblastischer, freilebender Keime enthalten in jungen Entwicklungsstadien zweifellos auch solche der bei der Registrierung des mütterlichen Stoffverbrauchs aufgenommenen gleichmäßig auf sie verteilten Nahrungssubstanzen, welche ihre Nachkommen bei ihrer einseitigen Differenzierung nicht verwerten können. Was sollen Mesodermzellen eines Nematodenkeimes z. B. mit dem zur Chitinbildung nötigen Rohmaterial, aus welchem sie sicherlich auch partizipieren, anfangen? Solche Materialien kommen dann auf dem Wege des Stoffausgleiches durch die Leibeshöhlen- und Blutflüssigkeit den Ectodermzellen, die sie verwerten können, zugute, und umgekehrt geben diese wieder Rohmaterialien ab, die für die Muskelfibrillenbildung geeignet sind. So wird also die ganze Mitgift der Keimzelle, welche bei äqualen Furchungen gleichmäßig auf den jungen Zellenstaat verteilt wird, vollkommen ausgenützt. Bei meroblastischen Formen oder bei intrauterin sich entwickelnden höheren Formen, deren Blutgefäßsystem frühzeitig ausgebildet wird, entnehmen die schon von vornherein entlasteten, nur ganz wenige, oder gar keine Reserven

enthaltenden Zellen des Embryos der Ernährungsflüssigkeit dasjenige, was sie brauchen können. Es bestehen also ähnliche elektive Verhältnisse wie in vollendeter Soma, sofern kein besonderer Anpassungszwang besteht, oder etwa bei der *Vampyrella spirogyrae* oder im großen, in der pelagischen Organismenwelt, von welcher jede Species ihrem, auch individuellen Chemismus entsprechend, diejenigen Salze und Substanzen aufnimmt, welche sie bei der Differenzierung benötigt, so daß die Konstitution des Meerwassers voll ausgenützt wird. Niemand hat aber die Salze des Meerwassers als organbildende Substanzen bezeichnet, so kann also auch das Depot an Rohmaterial, welches die Eizelle registrierend aufspeichert, nicht als solches gelten. Die Tätigkeit des differenzierenden Zellenstaates schafft durch Umarbeitung des direkt von außen oder aus Depots oder aus den Körpersäften des Muttertieres aufgenommenen Rohmaterials die Organisation.

Es ist daran festzuhalten, daß die minutiösen, graduellen, quantitativen und qualitativen Verschiedenheiten, welche die Keimzellen in ihren cellulären Strukturen und ihren cellulären Produkten aufweisen, stets die ganze Zelle, insbesondere das gesamte Protoplasma und die anderen in innigsten Wechselbeziehungen stehenden Komponenten (Kern, Teilungszentrum etc.), die alle durch die celluläre Arbeitsteilung entstanden sind, betreffen. Dasselbe gilt auch für die Veränderungen, welche die Differenzierung der Zellen hervorbringt. Keine einzige Tatsache macht es wahrscheinlich, daß das Protoplasma oder der Kern allein, geschweige denn ein Chromosom oder gar Abschnitte eines solchen spezifische Fähigkeiten, eine spezifische Erbmasse oder Vererbungssubstanzen und -strukturen repräsentieren können. So wie die Urahnenzellen der Metazoen als ganze, einheitlich wirkende Komplexe, als Elementarorganismen und nicht als ein Haufen organbildender Spezialfabriken die Zellenstaaten des Metazoenreiches begründet haben, so liefern auch die in inniger Wechselbeziehung stehenden Komponenten der Keimzelle, der Kern, das Protoplasma und das Centrosoma etc. die Zellenstaaten rezenter Formen und beeinflussen durch ihre Wechselbeziehungen und die Variabilität ihres Chemismus die Variabilität der Gesamtleistungen, das Werk des Zellenstaates. Was die Chromosomen im besonderen anbelangt, so ist ihre phyletische Entstehung und ontogenetische Bedeutung lediglich unicellulärer Art. Die Entstehung der Kernsegmente ist ein Akt des Erwerbes der mitotischen Kernteilung, welcher lediglich die mechanischen Vorteile des „divide et impera“ bietet und insofern mit der Furchung in einem gewissen

Parallelismus steht. Nichts weist darauf hin, daß die einzelnen Chromosomen spezifische Funktionen hätten. Die Stützen solcher Theorien sind durchaus nicht gesichert. Die Ökonomie der Forschung zwingt uns, den ursprünglichen Standpunkt des phyletischen Erwerbes gleichwertiger Kernsegmente Rechnung zu tragen und so lange zu vertreten, bis jene postulierte sekundäre Differenzierung und funktionelle Spezialisierung der Chromosomen, die mit Größen- und Längenverschiedenheiten durchaus nicht identisch sein muß, wirklich erwiesen werden kann. Aber auch dann würde es sich lediglich um celluläre Verrichtungen, nicht aber um das Postulat gewisser Vererbungstheorien handeln. Wenn bei wenigen Wirbellosen (z. B. *Brachystola* nach Sutton) Größenunterschiede zwischen einzelnen Kernsegmenten bestehen und bei der Befruchtung eine Paarung gleich langer (eventuell väterlicher und mütterlicher) Stücke stattfindet, so ist dies noch kein Beweis für eine funktionelle Verschiedenheit derselben. Es kommt in erster Linie darauf an, eine Vorstellung darüber zu gewinnen, wie diese Verschiedenheit entstanden ist. Die Ascendenten solcher Formen können durch verschiedengradige funktionelle Beanspruchung der Kernsegmente, durch eine bei unzähligen, restituierenden Synthesen als Begleiterscheinung eintretende Veränderung ihrer Kontraktionsfähigkeit, etwa durch Wachstumsdifferenzen bei den Synthesen zunächst eine quantitative Verschiedenheit erworben haben, welche durch äquale Teilungen der Segmente festgehalten wird. Größenunterschiede zwischen Chromosomen sind zunächst nicht anders zu betrachten als solche zwischen Paramaecien. Die Variabilität trifft hierbei sozusagen ins Herz der Zelle. Wenn bei Konstanz solcher Elemente die Sättigung der quantitativ verschiedenen Affinitäten bei der Befruchtung voll erfolgt, d. h. daß kleinere sich mit kleineren und größere mit größeren paaren, so werden diese Größendifferenzen im Laufe der Generationen stabilisiert werden. Andererseits ist zu bedenken, daß einseitige Differenzierungen in den Gewebszellen nicht nur den allgemeinen Chemismus, sondern auch die Größe und Gestalt der Kernsegmente (Chromosomen) beeinflussen. In den Hodenzellen von *Proteus* finden sich z. B., wie C. Rabl gezeigt hat, andere Chromosomenformen als in der Milz und anderen Organen. Diese Veränderungen betreffen aber den ganzen Chromosomenbestand und nicht einzelne Chromosomen. Es wäre zwar nicht ausgeschlossen, daß der spontane Erwerb von Größendifferenzen mit Veränderungen im Chemismus kombiniert sein kann. Wenn dem aber schon so wäre,

dann kann es sich zunächst nur um Nuancen bei der Entfaltung cellulärer Fähigkeiten, um eine minutiöse Einflußnahme auf das Protoplasma handeln, die von vielen anderen, sich epigenetisch ergebenden Bedingungen abhängig ist. Beweise für solche Erscheinungen liegen nicht vor; ihnen steht die Beobachtung entgegen, daß in den Zellen eines und desselben Gewebes, z. B. in Bindegewebszellen, durchaus inkonstante und verschiedenartige Kombinationen größerer und kleinerer Chromosomen angetroffen werden, so daß diesen Verschiedenheiten nur eine nebensächliche Bedeutung zukommt. Die Erhaltung großer und konstanter Unterschiede unter den Kernsegmenten ist cellularphysiologisch von Interesse, weil sie zum mindesten für eine Sukzession der Caryomeren, des achromatischen Gerüstes spricht, dessen Affinität die im übrigen während der Ruheperiode freizügigen Chromatinkörnchen beherrscht, für eine Individualität der Chromosomen, d. h. des Liningerüstes und seines Inhaltes, des Chromatins, sind hingegen keine Beweise erbracht worden. Von einer Permanenz der Caryomeren kann deshalb nicht gesprochen werden, weil während der Kernteilung, bei der Anaphase erhebliche Teile des achromatischen Gerüstes bei der Bildung der Spindel verwendet werden und eine lebhafte Synthese den vollen Bestand des Gerüstes auf Grundlage des in den Chromosomen erhalten gebliebenen Teiles bei deren Aufquellung wieder herstellt. Diese intimen Wechselbeziehungen zwischen den Komponenten des Kernes und des Protoplasmas schließen es aus, dem Kerne oder seinen durch Arbeitsteilung entstandenen Komponenten ein Vererbungsmonopol zu vindizieren. Auch das Protoplasma ist schon aus historischen Gründen als ein einheitlicher Komplex verschiedener Komponenten zu betrachten, in welchem nur die Gesamtheit sowie die einzelnen der letzteren betreffende Verschiedenheiten, insbesondere im kontraktilem Gerüstbau, den Chondriosomen, sowie in der groben Aufstapelung der Rohmaterialien bestehen. Dies beweist die Gleichartigkeit und celluläre Totipotenz der Abkömmlinge der Keimzelle, der Blastomeren und indifferenten Zellen der Keimblätter. Die Verschiedenheiten, welche durch die groben Verhältnisse und Bedingungen des Eiwachstums herbeigeführt werden, gehen also niemals so weit, daß ein Sektor oder Teile eines solchen korpuskulärer, gelöster, flüssiger Bestandteile der Gesamtheit vollkommen entbehren würde. Dies kann erst im Zellenstaate auf Grund jenes Stoffausgleiches bei der extremen Differenzierung geschehen, womit dann der Verzicht der einzelnen Zelle auf die Entfaltung ihres ganzen ausschließlich spezifisch cellulären Potenzen-

repertoirs in der Regel besiegelt ist. Der letzte Akt dieses Erscheinungskomplexes der epigenetischen Entwicklung spielt sich in den heranwachsenden Oocyten ab, die infolge ihrer extremen Anpassungsweise an ihre Differenzierungslage dem Untergange verfallen, wenn sie nicht befruchtet werden.

Wenn also auch bei intrauteriner Ernährung, d. h. unter den denkbar günstigsten äußeren Entwicklungsbedingungen, bei allmählich steigender Zufuhr von konzentriertester Nahrung, bei gleichbleibender Körpertemperatur eines Warmblütlers die Keimzelle als solche vereinfacht erscheint, insofern sie gemäß ihrem verfeinerten, auf so hochstehenden vielseitigen Haushalt abgestimmten Arbeitszeug nur wenig Reserven mitbringen kann, so darf ihre Belastung mit denselben nicht als eine wesentliche Komplikation gelten. Die Keimzelle unterscheidet sich nur graduell von einer Oocyte oder den Urgeschlechtszellen, genau so wie sich differenzierte, nur einseitig betätigende Gewebszellen von ihren indifferenten Stammzellen unterscheiden. Nur die Einseitigkeit ihrer durchaus cellulären, vegetativen Funktion, welche sie mit Drüsenzellen teilt, kennzeichnet die Oocyte und verändert deren celluläre Konstitution. So wie ein Placentalier beim Austragen der Leibesfrucht in seiner Körperkonstitution durch den gesteigerten Stoffwechsel Veränderungen erfährt (Körperwachstum, Pigmentierungen etc.), so wird auch die heranwachsende Oocyte in einer ihrer vegetativen, intensiven Tätigkeit funktionell angepaßten Weise verändert und dann auch in anderen Funktionen — abgesehen von dem im Gesamtwachstum nicht gleichen Schritt haltenden Ovocentrum — leistungsfähiger. Diese durchaus unicellulären, sich bei der Mästung von Protozoen in prinzipiell derselben Weise, nur nicht solchem Grade, nicht unter so überaus günstigen Bedingungen sich einstellenden Vorgänge haben doch mit der Bildung morphoplasmatischer Stoffe gar nichts zu tun, sie bilden auch bei den höchstgezüchteten Formen lediglich ein Problem der Cellularphysiologie. Der Grundsatz, daß kein einziger Abschnitt der durch die ursprüngliche Arbeitsteilung entstandenen Formationen der Zelle (Protoplasma, Kern, Centrosoma nebst den weiteren Differenzierungen, Mitochondrien, Chondrioconten, Caryomeren, Chromatin, Nucleolen usw.), ferner kein einziger Dotterabschnitt etwas enthalte, was den anderen Abschnitten der betreffenden Einzelformationen der Keimzelle fehlt und diese besonderen charakterisieren und qualifizieren würde, ist nirgends durchbrochen. Weder das unicelluläre Arbeitszeug der menschlichen Keimzelle und ihrer Derivate noch die von diesem gebildeten Re-

serven zeigen in ihren Kategorien qualitative Sonderungen und Lokalisationen. Dies gilt insbesondere auch vom Dotter, dessen großen Sektoren organbildende Substanzen aufgebürdet wurden. Daß diese Sonderung auch dann, wenn sie vorhanden wäre, keine bleibende sein kann, erhellt schon daraus, daß z. B. die Abkömmlinge der Micromeren der Holoblastier, welche den Dotter zugewiesen erhalten, denselben meist schon beim Teilungswachstum verbrauchen, ehe es zu feineren Differenzierungen kommt; dann sind sie aber auf das von den großen Dotterreservoirs in den Macromeren stammende, durch die Circulation ihnen zugeführte Material genau so angewiesen, wie die von ihnen gebildeten Gewebe des fertigen Organismus bei ihrem beständigen Verbrauch und Ersatz auf das aus der Nahrung bezogene Material angewiesen, von diesem ganz und gar abhängig sind. Bei Meroblastiern ist dies noch viel eklatanter als bei den Holoblastiern, bei denen jede Zelle eine Dottermitgift erhält, welche für längere Zeit ausreicht und sicherlich zahlreiche Stoffe enthält, welche die betreffenden Zellen bei der Differenzierung in ihrer situationellen und funktionellen Anpassung gar nicht verwenden können. Diese kommen auf dem Wege des Stoffwechels anderen Zellen zugute, von denen erstere wiederum den Überschuß auf gleichem Wege erhalten. Bei den Meroblastiern ist der Embryo schon frühzeitig dotterfrei und hat seine engeren Reserven aufgebraucht. Die subgerminale, durch Verdauung des Dotters vergrößerte Flüssigkeitsansammlung sowie der Dotterkreislauf führen dann dem Embryo, genau so wie im Kreislauf des fertigen Organismus, kunterbunt durcheinander gemischtes Rohmaterial für die verschiedensten Differenzierungen zu, aus denen dann die verschiedenen Zellenkomplexe je nach Bedarf dasjenige auswählen, was sie in der betreffenden Situation verwenden, zur Steigerung einer einzigen jeweils tauglichen unicellulären Fähigkeit ausnützen können. Diese erst vor Ort erfolgende Auslese des Rohmaterials, die mit der funktionellen Auslese und Anpassung Hand in Hand geht, schließt es vollkommen aus, daß im Dotter morphoplasmatische und organbildende Qualitäten verteilt sind, die etwa anderen Dotterabschnitten mangeln würden. Genau dasselbe ist aber im cellulären Arbeitszeug der Keimzellen und ihrer Abkömmlinge, solange sie indifferent sind, der Fall. In keinem Chromosomenabschnitte, in keinem Protoplasmateil ist etwas vorhanden, was den anderen Teilen fehlen würde. Daran ist unbedingt festzuhalten, denn die Ermittlung der Bedingungen, unter denen Doppel- und Mehrfachbildungen sowie Regenerationen zu-

stande kommen — und darum handelt es sich ja bei solchen Untersuchungen —, gibt so evidente, so zwingende Beweise für die Gleichartigkeit der Blastomeren und indifferenten Zellen, daß an eine Lokalisation besonderer Qualitäten, die anderen Abschnitten derselben Kategorie fehlen würden, gar nicht gedacht werden kann. Es ist daher die Sonderung der einzelnen Elemente der Zelle, welche in den fertigen Gewebszellen oder mehr oder weniger indifferent verbliebenen oder gewordenen Somazellen uns entgegentritt, nicht mit anderen Augen zu betrachten als die phyletisch erworbenen Differenzierungen der Keimzelle in dieselben Zellbestandteile. Die ersten Blastomeren und ihre noch indifferenten Abkömmlinge sind also gleichartig, und zwar bei allen Formen, auch bei den höchststehenden. Niemals unterscheiden sie sich durch ihre spezifische Befähigung zu besonderen Leistungen und Differenzierungen oder gar zu determinierten Formbildungen, denn diese Leistungen müssen sie alle erst erwerben. Unter den Kernsegmenten, den freizügigen Chromatinkörnchen etc. bestehen wahrscheinlich überhaupt keine essentiellen Unterschiede, denn die Mitose mischt beständig die Karten; im Protoplasma bestehen lediglich die durch die bilaterale Polarität des Eiwachstums bedingten Prävalenzen, also nur graduelle Unterschiede hinsichtlich der cellulären Leistungsfähigkeit im allgemeinen Teilungswachstum, der Differenzierungsbereitschaft. Auch an den ausgebildeten, aufgestapelten Reserven bestehen nur graduelle, prozentuelle, die Konzentration betreffende Unterschiede, ein Mehr oder Weniger, wodurch ebenfalls die Befähigung der aus den betreffenden Plasmaabschnitten hervorgehenden Blastomeren zu ungleichem Wachstum gegeben erscheint. Auch die Reserven werden bei jeder Mitose z. T. durchmischt. Niemals sinkt aber die Minorität zu einem gänzlichen regionären Fehlen, zu einem Mangel gewisser Bestandteile, denn in allen Teilen ist stets das ganze Repertoir an Rohmaterial vorhanden, und zwar in quantitativ abgestuftem Grade. Dies ergibt sich schon aus der Art des Eiwachstums sowie daraus, daß alle ersten meridional geteilten Blastomeren Anteil an allen Schichten des konzentrisch oder exzentrisch wachsenden Eies haben (insbesondere bei Stieleiern), daß ferner die einheitliche Protoplasmarinde (das Nebenlaboratorium der Dotterbildung) und deren Produkte, insbesondere bei den Follikeleiern, gleichmäßig auf alle oberflächlichen Zellen der Blastula und deren Derivate, die Keimblätter, ausgeteilt sind. Die Wandbezirke, aus denen letztere epigenetisch hervorgehen, sind bei den meisten Formen im Blastulastadium oberflächlich gelegen. Die Sonderung

von Epithelien durch Delamination erfolgt durchaus nicht durchgehends in paratangentialen Teilungen, sondern meist durch schräge Teilungen und nachfolgende grobmechanische Einordnung im Ringen und Drängen, wobei schon während der Teilung der Dotterballast ausweichen muß und verlagert wird, also beständig namentlich auch gelöste, flüssige, kolloide und feinstkörnige Stoffe durchmengt und gleichmäßig verteilt werden.

Übrigens haben wir gar keinen Grund, der meist gar nicht sichtbaren, häufig auch gar nicht vorhandenen Schichtenfolge beim kontinuierlichen Eiwachstum verschiedene Qualitäten zuzuerkennen. Vielmehr ist die Schichtung, falls sie vorhanden ist, mit der Entstehung von Jahresringen an Bäumen prinzipiell zu vergleichen. Wenn die isolierten ersten Blastomeren außer dem allgemeinen Anteil an den Reserven auch noch jene Veranlagung zu ungleichem Wachstum ihrer Abkömmlinge, die Disposition zum Ringen derselben in sich tragen, sei es, daß dieselbe noch von den groben Verhältnissen des Eiwachstums herrührt oder aber die freigelegte, ehedem zentral gelegene Innenseite andere quantitative Anordnung, eine andere Verteilung und Konzentration des Rohmaterials darbietet als die schon von allem Anfang an oberflächlich gelegenen Teile, so ist damit die Entwicklung, die Mehrfachbildung gesichert. Es kommt lediglich auf die das ungleiche Wachstum, das Ringen einleitenden groben und gröbsten Dispositionen an, denn das Rohmaterial zum weiteren Aufbau, zur Fortsetzung des Ringens und zu allen Differenzierungen ist das Gemeingut aller Abschnitte der Keimzelle und aller Blastomeren, es wird allen Zellen zugeführt und würde an sich alle Zellen zu allen Leistungen befähigen, wenn andere, durch die Situation gegebene Bedingungen und Umstände zuträfen. Insofern hat der Zelleib bei Hoch und Nieder vor allem durch die polar-bilaterale Anordnung der im Verein mit dem Kerne gebildeten Reserven, durch die damit bedingte Einleitung des Ringens in ungleichem Wachstum einen viel größeren Einfluß auf die Entwicklung als der Kern, doch läßt sich diese Bestimmung nicht etwa nur bis zum Gastrulastadium begrenzen. Alle sich weiterhin epigenetisch ergebenden Situationen in diesem Ringen haben ihre Vorbedingungen im Plasmabau. Der Einfluß des Kernes und namentlich auch des Teilungszentrums auf das Wachstum soll indes nicht unterschätzt werden. Er kann an vielen labilen Situationen im Ringen das Zünglein an der Wage spielen und erscheint daher stets sehr bedeutsam. Immerhin kann von einer ungleichen Plasmateilung gesprochen werden, die je nach den dynamischen Verhältnissen

beim Teilungsmechanismus mit der Symmetrieebene des Eies in Beziehungen stehen kann, aber nicht muß. Jedenfalls wird nicht spezifisch verschiedenes, nicht verschieden qualifiziertes Material gesondert, es bestehen lediglich quantitative prozentuelle Verschiedenheiten, die sich nicht in Größendifferenzen äußern müssen. Es finden also insofern früher oder später ungleiche Teilungen des Zelleibes statt, welche keine Ungleichartigkeit bedeuten. Der Kern wird in solcher Hinsicht vollkommen äqual geteilt, weil in ihm das Eiwachstum keine korrespondierenden Veränderungen schafft. Es bildet mit dem Plasmahof die einheitliche Hauptfabrik der Reserven, deren Vermehrung und Anordnung im Depot die Ungleichheit schafft. Die Kerngenerationen werden erst später bei der Austragung der Wachstumsdifferenzen und bei der Auslese der Differenzierungsbereitschaft ungleich, denn auch vergrößertes Teilungswachstum, gesteigerte Assimilationsgelegenheit verändert den sich funktionell der Mehrleistung anpassenden Kern. Diese Verschiedenheiten werden jedoch erst allmählich, im Ringen und bei der situationellen und funktionellen Anpassung epigenetisch erworben. In der Keimzelle bestehen noch keine solchen Unterschiede; die Exaktheit der Mitose bedingt es, daß auch — etwa als Begleiterscheinungen einer intimen, funktionell bedeutungslosen Variation entstandene — Größenverschiedenheiten der Kernsegmente und Chromosomen in den Kerngenerationen ungeschmälert fortbestehen, die Kerne werden also wohl immer essentiell gleich geteilt. — Wenn Haeckel seinerzeit vom „strukturlosen Plasma“ der Keimzelle, wenn Pflüger und Hertwig von der Isotropie des Protoplasmas sprachen, so ist beides vollberechtigt, insofern als außer den gewöhnlichen Zellstrukturen, wie sie indifferent gebliebene Gewebszellen aufweisen, keine besonderen spezifisch verteilten mystischen organbildenden Strukturen vorhanden und qualitativ verteilt sind und die Strukturen der Gewebe in situationeller und funktioneller Anpassung an die jeweilig epigenetisch sich ergebenden Entwicklungs- und Differenzierungslagen erst erworben, verfeinert und ausgearbeitet werden müssen. Insofern — und darauf kam es bei jenem Worte Haeckel's ja in erster Linie an — zeigt also die Keimzelle auch bei voller Wachstums- und Differenzierungsbereitschaft, bei vielseitiger Anpassungsfähigkeit tatsächlich noch keine den Zellenstaat charakterisierenden, durch epigenetische Evolution cellulärer, indifferenter Strukturen und Fähigkeiten auch nach Maßgabe des — bei Placentaliern erst während der Entwicklung zugeführten — Rohmaterials erworbenen Formation. Jedes Blastomer hat hierzu von allem

alles; jede Zelle hat im Stoffwechsel Anteil an allem. Daran ist festzuhalten, dies ist eine der wichtigsten und verläßlichsten Leitlinien der deskriptiven Analyse.

Der Embryologe hat es zunächst gar nicht nötig, sich mit den molekularen und atomistischen Verhältnissen der Gebilde des cellulären Arbeitszeuges und des von diesem aufgespeicherten Rohmaterials eingehender zu befassen. Erst müssen die groben Verhältnisse der Austeilung des Materials, der epigenetischen Erwerbungen an Formbildung und Differenzierung morphobiologisch festgestellt sein, ehe in diesen Rohbau die feineren Architekturen eingefügt werden und die viel schwierigere chemische Analyse zielbewußt in Angriff genommen werden kann. Alles was über die fiktiven Vererbungssubstanzen die Organplasmen u. dgl. ausgeklügelt worden ist, kommt in erster Linie der Cellularphysiologie und der Protozoenforschung zugute und betrifft die Variabilität der chemisch-physikalischen Konstitution der Zelle, welche durch die Entwicklung so immens gesteigert, intimsten Einflüssen äußerer und innerer Bedingungen preisgegeben wird. Wenn es je überhaupt möglich sein wird, darüber exakte Analysen anzustellen, so werden diese nur eine eingehende Ausführung der Leitprinzipien sein, welche sich bereits an den groben allgemeinen und speziellen physiologischen Verhältnissen des Stoffwechsels erkennen lassen. Wir haben schon wiederholt darauf hingewiesen, daß in den heranwachsenden Eizellen alle Qualitäten des Rohmaterials umgearbeitet werden, die das mütterliche Soma selbst benötigt, daß also die chemische Konstitution des Eies der bündigste Ausdruck der mütterlichen Konstitution in spezifisch cellulärer Note ist. Die Eizelle repräsentiert in diesem Rahmen den zellenstaatlichen Haushalt ebenso wie ein Protozoon den Haushalt seiner Art. Diese Eigenart des Rohmaterials und des dasselbe fabrizierenden cellulären Arbeitszeuges drückt in erster Linie der Keimzelle die Note, den Stempel der Species und der Individualität auf. Wenn wir die rohe Frage stellen, warum aus den in den Thermostaten oder im Aquarium nebeneinander sich entwickelnden Keimen immer nur die betreffenden Species werden und keine anderen, so ist zunächst im groben, fürs erste auf die Verhältnisse des Eiwachstums, die hierdurch erworbene richtunggebende Ausgangssituation sowie darauf hinzuweisen, daß z. B. der Stoffwechsel einer Ente ein anderer ist als der eines Huhnes und daß daher auch das diesem Stoffumsatz diesem Staatshaushalt wahllos entnommene, im Ei aufgestapelte Rohmaterial die Jungen nur zu epigenetischem Erwerbe derjenigen

besonderen Differenzierungen befähigt, welche das Muttertier selbst leistet und beständig ersetzt. Diese eigenartige Note der allgemeinen und speziellen chemischen Konstitution des Eies und seiner Produkte, die Mannigfaltigkeit des ungeheuer variablen, während des lange währenden Eiwachstums auf die geringste Bedingungsänderung prompt ansprechenden cellulären Haushaltes haben verschiedene Reaktionen auf dieselben äußeren Bedingungen der Entwicklung (Temperatur, Feuchtigkeit usw.) zur Folge, wobei stets zu bedenken ist, daß die vom Organismus des Muttertieres bestimmten physikalischen und chemischen Verhältnisse der nächsten Nachbarschaft des Keimlings stets verschieden sind. Der immense Einfluß der Ernährung auf die Gestaltung (s. l.) besteht in der Embryonalentwicklung ebenso wie im Freileben, und zwar in ganz erheblich gesteigertem Grade. Alle diese Umstände beeinflussen schon von allem Anfange an die epigenetische Evolution cellulärer Fähigkeiten, zunächst das Tempo, die Intensität des Teilungswachstums und seiner Ungleichheit im Ringen der Blastomeren und Zellengruppen, wobei sich dann in der Anordnung, den Massenentfaltungen der Zellenkomplexe, also der Wachstumsweise und den Wachstumswegen, charakteristische Unterschiede ergeben. Alle diese intimen Fragen erfordern eine so exakt vergleichende Prüfung der einschlägigen minutiösen Unterschiede in ihrem epigenetischen Erwerbe, daß diese letzten Fragen nicht im groben rascherhand beantwortet werden können. Was die Differenzierungen anbelangt, die in einem engeren Abhängigkeitsverhältnis zum aufgestapelten oder zugeführten Rohmaterial stehen, so läßt sich deren spezielle und individuelle Eigenart in bündiger Weise auf die gleiche Eigenart des wahllos aufgefangenen Rohmaterials zurückführen. Diese charakteristische Note ist allen indifferenten Zellen gleichermaßen aufgeprägt, sie haben alle Anteil an Allem.

Wie wir nun freilebenden Formen durch die erzwungene Veränderung der Lebenslage, insbesondere die Nahrungswahl, zu ganz eigenartigen Bildungen und Differenzierungen veranlassen können, wie wir z. B., um ganz einfache Fälle herauszugreifen, an Paramäcien einen Gleitschuh, hoch- und niedrighelmige, lang- und kurzstachelige Daphnien, Schmetterlinge in allen Farbenschattierungen, Dompfaffen ohne rotes Brustfeld züchten können, indem wir das Werk der freien Natur nachahmen, so übt also auch die Eigenart des dem Embryo zugeführten Rohmaterials einen bestimmenden, ausschlaggebenden Einfluß aus. — Eine Änderung dieses Rohmaterials, Vertauschungen in dieser Hinsicht würden die Entwicklung in ganz entscheidender

Weise beeinflussen, in andere Bahnen lenken, zur Bildung neuer Arten Veranlassung geben können. Diese Versuche am keimenden Organismus scheitern nur daran, daß die Eigenart des Rohmaterials ganz genau auf jene der Ureier abgestimmt ist, deren celluläres Arbeitszeug das Rohmaterial ja gebildet hat. Die essentiellen, arbeitenden Zellbestandteile zeigen also jene Eigenart in allen ihren Teilen in harmonischer Durchbildung. Der bestimmende Einfluß der Lebenslage, in der die Geschlechtszellen heranwachsen und sich mästen, beeinflußt deren celluläre Konstitution bei so einseitiger Tätigkeit ebenso, wie die so gewonnene und bestärkte Eigenart die Entwicklung bestimmt. Dies wäre bei einem Wechsel dieses Milieus, der Differenzierungslage des Eiwachstums viel markanter, wenn nicht die Urkeimzellen selbst auf eine bestimmte Eigenart des Somas, das sie hervorgebracht hat und welches ihnen die von ihm selbst gewählten Stoffe darbietet, in ihrem ganzen Chemismus so fein abgestimmt wären. Wären die Urkeimzellen ganz indifferent und voll anpassungsfähig, gingen sie ohne alle spezielle Note an die Arbeit, müßten sie aus einem ganz neuen, ihnen fremden Material die Roh- und Nährstoffe einer Eizelle aufbauen, dann würde sich zeigen, was — genau so wie im Freileben, nur in viel eklatanterer und wirksamer Weise — diese äußeren Bedingungen alles bestimmen und beherrschen, was in der Gesamtheit — ohne evolutionistische Determination — aus der Keimzelle lediglich durch Ausübung cellulärer Befähigung wird. Die Abhängigkeit der Entwicklung und zwar sowohl der Formbildung, wie der Differenzierung wäre eine überaus markante. Unter normalen Verhältnissen und auch bei Transplantationen der Ovarien ist somit die Rolle, welche das Rohmaterial, die Reserven, die Nahrung als eine äußere, nur ins Innere verlegte Entwicklungsbedingung auf die Organisation nimmt, nicht isoliert zu sondern. Am markantesten müßte dies bei intrauteriner Ernährung in art- und gattungsfremden Nährammen zutage treten, sofern der Unterschied des Chemismus eines so verfeinerten Zellenhaushaltes nebst anderen Umständen nicht die Kombinationen verschiedener, ganz andere Differenzierungen leistender Tiere verhindern würde. —

Wir sind davon ausgegangen, daß der Dotter oder das anderweitig zugeführte Rohmaterial das Gemeingut, ein gemeinsamer Anteil aller indifferenten Zellen ist, daß weder in einzelnen Teilen der Keimzelle noch in den ersten Blastomeren besondere organbildende oder anderweitig spezifizierte und qualifizierte Depots für besondere, geschlossene Werke des Zellenstaates vorhanden sein können und

überhaupt nichts spezifisch Gestaltendes ausgeteilt ist. Diese Sonderwünsche der Entwicklungsmechaniker, zu deren Erfüllung diese eine neue Wissenschaft begründen wollten, kann das Eiwachstum nicht befriedigen, sie haben auch vom Standpunkt der Epigenesis keinerlei Berechtigung. Die aus den Blastomeren hervorgehenden Zellen und Zellenkomplexe bedürfen bei ihrer Differenzierung keinerlei spezieller Bevormundung, denn die erst während der Entwicklung unter dem Zwange der Situation — die wir im Einzelnen auch Entwicklungs-oder Differenzierungslage, nach Art der Lebenslage der Organismen, nennen können —, also durchaus epigenetisch erfolgende Auswahl der tauglichen cellulären Fähigkeit ist so bindend und eindeutig, daß auch ganz anders zusammengesetztes Rohmaterial an diese Stelle geleitet keine andere Differenzierung herbeizuführen vermöchte, während andererseits die betreffenden Zellen auch die minimalsten Mengen der für ihre Differenzierung geeigneten Bestandteile des Rohmaterials aus dem gemeinsamen Futtertrog des Stoffkreislaufes oder aus ihrer eigenen noch vorhandenen Dottermitgift herauslesen und alles, was andere Zellen in dieser Hinsicht als unbrauchbar zurücklassen, säuberlich für sich in Anspruch nehmen und voll ausnützen. So wird also die Entscheidung darüber, wo und wie das Rohmaterial verwendet wird, erst im Geäste des Zellenstammbaumes, vor Ort, je nach der Situation und Anpassungsfähigkeit der einzelnen Zellenkomplexe gefällt. Die geringste Bedingungsänderung im Wachstum genügte, um neue Situationen und Gelegenheiten, neue Entwicklungs- und Differenzierungslagen (im besonderen) zu schaffen, dasselbe Zellenmaterial zu zwingen, ganz andere Stoffe aus dem rohen cellulären Baumaterial aufzunehmen und zu ganz anderen Differenzierungen auszunützen. Die Differenzierungsweise der Abkömmlinge der Keimzelle kann nur in ihrem allgemeinen Repertoire, nie und nimmer aber in den speziellen Entscheidungen in der Keimzelle bestimmt sein. Auch für die Formbildung gilt, daß die Keimzelle nur das grobe Arbeitszeug, nur die universellen, lediglich cellulären Mittel besitzt, die in völliger Harmonie auf die Reserven, welche sie selbst gebildet und angeordnet haben, abgestimmt sind. Die Austragung der beim Eiwachstum als Begleiterscheinung erworbene Veranlagung zu Wachstumsdifferenzen, der Fundamente der Embryonalentwicklung, schafft in letzter Linie die Gelegenheit zu verschiedenartiger Differenzierung in dem bei der Keimblätterbildung und den anschließenden Prozessen auf vielen Linien sich fortpflanzenden, gleichzeitig ablaufenden Ringen, das bis zum Lebensende nicht zur Ruhe kommt.

Die Ermittlung der Bedingungen, unter denen Doppel- und Mehrfachbildungen, teilweise Verdoppelungen und Mißbildungen zustande kommen, bestätigen auf das überzeugendste, daß in den Keimzellen lediglich die Dispositionen zu ungleichem Wachstum als Besonderheit richtunggebend abgesteckt sind, jedoch keine qualitativen, als Ungleichartigkeiten zu bezeichnenden Unterschiede, welche zu besonderen spezifischen Leistungen und Differenzierungen einzelner Zellengruppen befähigen würden. Die Blastomeren und indifferenten Zellen besitzen den unverkürzten Anteil am ganzen Repertoire der auch durch die Art des Rohmaterials bestimmten Allgemeinheit der Differenzierungsweisen. An dieser formalanalytischen Erkenntnis darf nicht gerüttelt werden, sie ist phyletisch und ontogenetisch begründet und bildet die verläßlichste, breite Grundlage des Vererbungsproblems, welches nicht durch die Ermittelung von Vererbungsregeln, sondern auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Erhebungen durch sorgfällige deskriptive Analysen wissenschaftlich gelöst werden kann.

VI.

Die von den Reformatoren der von Haeckel so treffend präzisierten Fassung des biogenetischen Grundgesetzes (O. Hertwig u. A.) in Frage gezogene wissenschaftliche Charakterisierung der einzelnen Entwicklungsstadien hat in erster Linie die fundamentalen Charaktere der betreffenden Entwicklungsformen zu berücksichtigen. Es handelt sich nicht um die Wiederholung bestimmter spezieller Arten und Ausführungen dieser Organisationstypen, wie sie freilebende Formen darbieten. Es wird nicht „eine“ oder „die“ Gastrula in der Ontogenese höherer Formen in raschem Fluge wiederholt, sondern der Gastrulatypus und das Gastrulastadium. Für die Blastula ist die Konstitution des primitiven Zellenstaates charakteristisch, dessen Elemente nach keiner Richtung hin durch die Ausbildung einzelner ihrer Fähigkeiten dauernd und spezifisch engagiert sind. Das entwicklungsphysiologische Moment steht über dem streng morphologischen. Ob das Blastulastadium mit 256 oder mit einer Million Zellen erreicht wird, ja sogar ob eine Höhle vorhanden ist oder nicht — meist ist sie ja vorhanden —, erscheint von sekundärer Bedeutung. Für die Gastrulaform ist die Bildung eines Urdarmes charakteristisch, der die fundamentale Arbeitsteilung in der Organisation des Metazoenkörpers einleitet. Ob dieser Urdarm schon von Anfang an funktioniert oder erst viel später als Darm seine Tätigkeit beginnt, ob dementsprechend der

Urmund und der ganze Urdarm geöffnet oder geschlossen ist, ob letzterer bei dotterreichen Formen nur in einem beschränkten Bezirke und nicht in ursprünglicher, voller Ausdehnung entsteht, ob er gegen den Dotter durchbricht oder nicht, ist für die Charakterisierung des Gastrulastadiums als solches belanglos. Daraus ergeben sich auch keinerlei alleinbindende Schlüsse auf die Stellung der betreffenden Form im System. Der Keim des Menschen durchläuft z. B. das Gastrulastadium in viel ursprünglicherer Weise als der eines Vogels. Die Obliteration, der nachträgliche, unter normalen Umständen nur vorübergehende kürzere oder längere Zeit andauernde Verschluß des Urmundes oder des Afters sowie der Durchbruch des ventralen Darmlumens gewisser Anuren, die ausgedehnte Dehiszenz des Urdarmbodens der Amniotenkeime sind ebenso wie die Durchbrüche in der Allantois gewisser Saurier und die mannigfachen regressiven Vorgänge bei der frühzeitigen Amnionbildung der Säuger charakteristische Beispiele der von Haeckel als Cänogenesen bezeichneten Fälschungsgeschichte. Es handelt sich um ganz eigenartige, den phyletischen Werdegang tatsächlich fälschende Prozesse, welche, wenn sie nicht nachträglich, an sich richtungslos, ohne Tendenzen kompensiert werden, die Lebensfähigkeit des Individuums erheblich beeinträchtigen, unter Umständen unterbinden können (Atresia ani). Solche Erscheinungen könnten an freilebenden Formen überhaupt nicht zustande kommen. Ein schon von vornherein bestehender oder temporärer, erst nachträglich auftretender Verschluß des Urmundes könnte an einer hungrigen, gleichsam von der Hand in den Mund lebenden Gastrula, an einem funktionierenden Urmunde überhaupt nicht vorkommen. Diese sozusagen mutwilligen Seitensprünge, welche durch die gute Approvisionierung und unerschöpfliches Teilungswachstum sowie durch die Funktionslosigkeit des Urdarmes ermöglicht wurden und erst nachträglich wieder kompensiert werden, sind wahrhaftige und wirkliche Störungen und können nicht besser bezeichnet werden als mit dem von Haeckel vorgeschlagenen Namen. Unter diese Rubrik gehören auch alle nachträglich, an sich vollkommen ziellos auftretenden und als Kompensationen erscheinenden Veränderungen, welche das angerichtete, lediglich durch die Funktionslosigkeit begünstigte Unheil wieder ausgleichen. Im Prinzip erfolgt dann dieser Prozeß ebenso wie die übrige Organisation in ringendem Wachstum und unter differenzierender Auslese und Anpassung. Hierbei ergeben sich dann, wie z. B. bei der Ergänzung und Vollendung der gegen die Dotterhöhle durchgebrochenen Urdarmwand, mancherlei Änderungen in der Verwendung des Materials, die erst durch jenen cänogenetischen

Akt ermöglicht wurde. Andererseits kann aber dieser an sich cänogenetische Akt sehr wichtige Bahnen eröffnen. Bei den Sauropsiden z. B. kommt es dazu, daß die tiefe Zellenschicht des zweischichtigen Keimes, welche fälschlich Entoderm genannt wird, in Wahrheit aber eine Subgerminalschicht ist und von Abkömmlingen aller Areale der oberflächlichen Schicht, also von einer ganz internationalen Zellengesellschaft aufgebaut wird, sich infolge der Beziehungen, welche sie am Rande der Durchbruchsstelle zum echten invaginierten Entoderm gewinnt, in die Entwicklungslage kommt, sich in mehr oder minder ausgedehnter Weise an der Bildung des Darmepithels zu beteiligen, was ohne diese cänogenetisch geschaffene Gelegenheit unmöglich wäre. Die Entstehung der Leber ist an die Bildung der ventralen Darmpforte, eine Folgeerscheinung jenes cänogenetischen Durchbruches, geknüpft. Dieser als eine phyletische Heteromorphose zu kennzeichnende Vorgang der Verwendung der Subgerminalschicht ist also ebenfalls cänogenetischer Art. Der Durchbruch ist vollkommen überflüssig, könnte am funktionierenden Entoderm niemals stattfinden, er liegt durchaus nicht in der Bahn der ursprünglichen palingenetischen Gestaltung des Darmsystems. Jene Verwendung der Subgerminalschicht der Sauropsiden, welche etwa einer durch paratangentiale Teilungen entstandenen Innenschicht einer Amphioxusblastula entsprechen würde, zur Ergänzung der Darmwand ist durchaus der vom Irisrand geleisteten Neubildung der Linse nach deren Exstirpation zu vergleichen. Diese Erscheinung ist um so bedeutsamer, als sie sich bei vollkommen normaler Entwicklung abspielt, im Laufe der Phylogenese eine große Variationsbreite und Bedeutung bei den verschiedenen Amnioten erlangt hat und hinsichtlich der Leistungsfähigkeit, der Differenzierungen der in die Heteromorphose eingetretenen Zellenschichte die Resultate der experimentell erzeugten Heteromorphose weit übertrifft. So wie niemand behaupten wird, daß der Irisrand normal die Linse bildet, ist es auch vollkommen verfehlt und der Gasträatheorie widersprechend, wenn die innere Zellenschicht des Sauropsidenkeimes auf dem Blastulastadium (vor Auftreten der Primitivplatte bzw. des Primitivstreifens) als Entoderm bezeichnet wird. Niemals kann aus dieser irrtümlichen Auffassung dann die Unhaltbarkeit der Gasträatheorie, die Unmöglichkeit ihrer exakten Anwendung auf die Amnioten deduziert werden.

Es würde aber wohl zu weit führen, wenn auch der Erwerb des Dotters und der Eihüllen, der Viviparität mit allen Konsequenzen, welche diese Vorgänge haben, als cänogenetische Akte

bezeichnet würden. Diese kardinalen Errungenschaften sind eine der wichtigsten Bedingungen zur Erreichung höherer Organisation. Die Invagination dotterarmer Formen und die Komplikationen und Schwierigkeiten, welche der Gastrulation bei dotterreichen und insbesondere meroblastischen Formen entgegenstehen, sind in den Extremen zwar sehr auffällig, andrerseits aber durch eine so fein abgestufte Kette von Übergängen verbunden; die Bedingungsänderungen der Invagination freischwärmender Blastulae und der Invagination innerhalb der Eihüllen erfolgen, wie wir anzudeuten versucht haben und andernorts ausführlicher darlegen werden, so allmählich, daß keine scharfe Grenze zwischen den beiden Erscheinungskomplexen gezogen werden kann. Wenn wir aber ferner bedenken, daß der Erwerb des Dotters und der Eihüllen in ihrer einfachsten Form (etwa bei Echiniden oder Balanoglossus) oder in ihrer durch alle Übergänge vermittelten kompliziertesten Gestaltung ein so fundamentaler, die Phylogenese in unabsehbarer Weise fördernder Erwerb, eine der dringlichsten Bedingungen der Entstehung einer komplizierten Organisation darstellt, dann können wie diese Erwerbe und ihre Konsequenzen, soweit sie die Bahn nach vorwärts nur verlängern, unmöglich wirklichen Störungen und Fälschungen als cänogenetische Erscheinungen zur Seite stellen. Die Analyse der hierdurch bedingten Abarten und Anpassungsweisen des ringenden Wachstums machen es unmöglich, an einer bestimmten Form der Gastrula festzuhalten, sondern es ist der Vorgang der Gastrulation zu ermitteln, das physiologische Moment bei der Homologisierung der Keimblätter über das streng morphologische zu stellen. Der Keim muß dem kolossalen Erwerbe der Approvisionierung, der raschen und gesicherten Entwicklung, der Möglichkeit des fast unbeschränkten Weiterbauens, der Enthebung von den Nahrungssorgen gewisse Opfer bringen. Er muß die kleinen Hindernisse und Komplikationen, welche die Gastrulation zu überwinden hat, mit in Kauf nehmen. Diese Komplikationen fälschen nichts, man kann nicht einmal behaupten, daß der Gastrulationsvorgang bei Amnioten im zentralen Urdarmbezirke ernstlich gestört sei. Die Vorgänge an der dorsalen Urdarmwand, die Entstehung ihrer Derivate vollziehen sich im wesentlichen doch nicht anders als bei holoblastischen Anamniern. So ist also nur die Gastrulation ein kritischer Moment, der aber glänzend überwunden wird. Wenn sich nur ein Abschnitt des zentralen Urdarmfeldes der Amnioten invaginiert, der andere Abschnitt dieses Areals (der Primitivplatte oder des Primitivstreifens) und das gesamte periphere Urdarmfeld (die Area opaca), welch letzteres, wie die klassischen Befunde

Brauer's an Gymnophionenkeimen so überzeugend lehren, ventrolateralen Abschnitten eines einheitlichen Urdarmfeldes entspricht, sich wegen der Dotterfülle nicht invaginieren kann, so ist auch diese Erscheinung kein cänogenetischer Akt, denn es ist nichts geschehen, was einen Seitensprung von der palingenetischen Bahn bedeuten würde. Daß diese Urdarmfelder auf einen Zustand verharren, der im wesentlichen dem Blastulastadium entspricht und nur durch die lebhafte Proliferation etwa dem Beginne der polaren Einwanderung des Entoderms an der Planula von *Aequorea* entspricht, ist kein cänogenetischer Akt, keine Fälschung, denn diese muß, wie die Obliteration des Urmundes oder der Durchbruch der Bodenschicht des Urdarms, ein aktiver und zwar ein regressiver Vorgang sein, der nachträglich wieder kompensiert werden kann (aber nicht muß). Es dürfte sich also empfehlen, alle progressiven, d. h. den Weg zur höheren Organisation weisenden und ebnenden Vorgänge als palingenetische Erscheinungen den Störungen und Fälschungen bedingenden, nachträglich wieder zum Ausgleich kommenden, zunächst auch phyletisch regressiven cänogenetischen Erscheinungen gegenüberzustellen. Palingenetische Erscheinungen werden durch den Erwerb der den weiteren Ausbau der Organisation ermöglichenden und sichernden Ernährungs- und Schutzeinrichtungen, welcher unter wesentlicher Komplikation der allgemeinen Lebensbedingungen unter intensiver Steigerung des Stoffwechsels erfolgt, sozusagen auf, engere Bahnen gelenkt, die jedoch alle in eindeutiger Weise die Richtung nach vorne einschlagen. Wenn die Invagination durch die Dotterbelastung der Eizelle, welche dann bei der Furchung auf das spätere Entoderm übergewälzt wird, beeinträchtigt wird oder wenn ein großer Teil des dem Urdarmfelde dotterarmer Formen homologen Areales des Amniotenkeimes schon frühzeitig als Area opaca in den Dienst der Ernährung des Embryos eintritt und auf solche Weise der sich geöffnet oder geschlossen invaginierende Urdarmbezirk erheblich eingeschränkt wird, so ist dies so, wie wenn eine auf einer breitgetretenen Straße marschierende Truppe an deren Rand gedrängt wird, den sie aber beharrlich behauptet. Sie findet dort Platz genug, um ihres Weges zu gehen. — Es darf in diesem speziellen Falle ja nicht übersehen werden, daß durch die Vergrößerung und Dotterbelastung der Eizelle oder durch die immense Vergrößerung gewisser Säugerkeime auf dem Blastulastadium eine geradezu kolossale, für die Ernährung und die freie Entwicklung des Keimes große Vorteile bietende Gesamtvergrößerung der Blastulawand eingetreten ist und das sich invaginierende Urdarmfeld nur relativ, nicht aber absolut

so klein ist. Absolut genommen, steht es in den ersten, ganz jungen, korrespondierenden Stadien dem sich invaginierenden Felde dotterärmerer, primitiver Formen nicht viel nach. Es ist nur relativ, im Verhältnis zu den übrigen Wandabschnitten des jungen Zellenstaates bei den Amnioten und Meroblastiern verschwindend klein. Nichtsdestoweniger geht der Prozeß selbst mit allen charakteristischen Erscheinungen des palingenetischen Erwerbes vor sich, und es wäre eine ungeheuerliche Forderung, wollte man erwarten, daß unter solchen Umständen sich das ganze dem sich vollkommen invaginierenden Urdarmfelde niederer, freischwärmender Formen morphologisch entsprechende Areal der Blastula invaginieren solle. Das physiologische Prinzip steht unter allen Umständen über dem streng morphologischen. Die solide Anlage des Urdarmes gehört schon deshalb nicht zu den Erscheinungen der Cänogenese, wenngleich sie hart an der Grenze derselben steht, weil es durchaus nicht ausgeschlossen ist, daß Gasträaden auch durch solide Proliferation und nachträgliche Aushöhlung des unteren Polfeldes der Blastäaden entstanden sind, wenngleich die freie, ökonomische Invagination zweifellos der verbreitetste Prozeß war, der eine baldige, andauernde funktionelle Ausnützung des invaginierten Zellenmaterials des jungen Staates gestattet. Auch die polare Einwucherung, die allseitige Delamination kann zur Bildung einer vollendeten Gasträa führen. Die Cölenteraten präsentieren alle die verschiedenen Formen der Gastrulation nebeneinander. Die solide geschlossene Entstehung solcher Divertikel und Falten kommt bei nicht funktionierenden Organen, wenn die differenzierende Auslese und Anpassung des Zellenmaterials nicht unmittelbar dem Teilungswachstume folgt oder mit diesem nicht gleichen Schritt hält, sehr häufig vor und bedeutet weder eine Störung noch eine Fälschung: früher oder später, sobald sich hierzu die epigenetischen Bedingungen ergeben, erfolgt die Konstituierung des Lumens, die Epithelialisierung des Zellenmaterials. Solche Erscheinungen sind doch vollkommen von jenen echten wirklichen Störungen verschieden, wie sie bei der Obliteration eines (bereits geöffneten) Urmundes oder Urdarmes oder beim Durchbruch einer kompleten Bodenschicht des Urdarmes entstehen. Dadurch wird bereits Funktionierendes oder wenigstens Funktionsfähiges zerstört, funktionsunfähig gemacht. Solche Prozesse sind gewaltige Schritte direkt nach rückwärts, sie stören, fälschen und vernichten. Es handelt sich um eine Vergeudung von Arbeit, Energie und Zellenmaterial, die an sich gar keine Vorteile bringt, für nichts Platz schafft, somit auch in dieser Hinsicht durchaus nicht den Weg nach

vorwärts weist, wie es für die palingenetischen Erscheinungen charakteristisch ist. Wenn die Funktionsfähigkeit wieder hergestellt wird, so kann dies nur durch nachträglichen Ersatz, also durch doppelte Arbeit geschehen. —

Was wir Keimblätter nennen, sind die nicht unter dem Zwange zellenstaatlicher Funktion einseitig beanspruchten und verwendeten Zellenkomplexe, die nicht unter äußeren, sondern unter inneren Entwicklungsbedingungen als trefflich approvisionierte und daher unaufhaltsam wachsende primordiale Formationen eines jungen Zellenstaates entstehen. Ihr unfertiger, indifferenter Zustand, die oft gleichartige Beschaffenheit und noch bestehende allseitige Verwendbarkeit des nur durch seine Anordnung beschränkten Materials macht die Keimblätter als erste Zellenverbände zu dem, was die dotterlosen oder ganz dotterarmen freilebenden und freischwärmenden Keimzellen der Ascendenten gewesen sind. Der Vorsprung, den die Entwicklung auf diese Weise errungen hat, bedeutet einen immensen phyletischen Gewinn. Dieser palingenetische Erwerb ist die conditio sine qua non für die weitere Entwicklung. Die Abhängigkeit von der Dauer und der Art des Eiwachstums, welches diese rasch ablaufende Proigenese ermöglicht hat, zeitigt jene mannigfaltigen Verschiedenheiten, die auf den ersten Blick namentlich bei den Wirbellosen einer einheitlichen Keimblätterlehre Schwierigkeiten zu bereiten scheinen. Die Erkenntnis des Wechsels der äußeren und der inneren Bedingungen sowie der Variierbarkeit der letzteren schützt auch hier vor verfehltem Dogmatismus. Späterhin nivelliert die einheitliche Funktion die Unterschiede, welche das auf verschiedene Weise zustandegekommene Material hinsichtlich seiner Herkunft aufweist, indem sie es zellenstaatlichen, lebenswichtigen Funktionen unterwirft, es gleichartiger Arbeitsteilung zuführt. Die funktionelle Beanspruchung bringt gleichartige Ordnung in das System, welches rasches und schrankenloses Teilungswachstum geschaffen. In der Reihe der Chordonier haben sich bis zum Menschen hinauf die fundamentalen Erscheinungen der Invagination und der Prävalenz der Dorsalwand mit ihrer beengten Längsfaltenbildung und der Segmentierung in den Grundzügen unverändert erhalten, sie sind durch das Eiwachstum, die Komplikation der unicellulären Fähigkeiten, beim Wechsel der ersten äußeren Bedingungen nicht derart verändert worden, daß neue erste Entwicklungsbahnen zustandegekommen wären. Diese Erscheinungen hat den so erfolgreichen Ausbau der Chordonierorganisation und die Hegemonie dieses Typus im Tierreiche begründet. Der Mensch wiederholt, wie gesagt, den Gastrulatypus in viel ursprünglicherer

Weise als ein Vogelkeim, an dessen solidem Urdarmstrang das Entoderm nur in einem vordersten und hintersten Abschnitt erhalten bleibt, während es in der großen Mittelstrecke in einzelne, sich später verlierende Zellen aufgelöst wird.

Die Versuche der Homologisierung der Keimblätter, der Aufstellung der Keimblattlehre, haben nicht nur die Herkunft des Materials, sondern auch die einheitlichen und einigenden Bedingungen der Indienststellung desselben zu berücksichtigen. Abgesehen von ganz wenigen, extremen Abweichungen, welche Sonderbahnen repräsentieren, zeigt die große breite einheitliche Entwicklungsbahn im Blastulastadium noch alle Zellenkomplexe, welche später die Keimblätter aufbauen, an der Oberfläche. Sie alle haben sozusagen noch Anteil an der Sonne. Was von der Oberfläche in die Tiefe rückt, sei es unter den Erscheinungen einer regelrechten Invagination oder durch massenhaftes und vereinzeltes Abströmen unter Ausgleich von Wachstumsdifferenzen, ist in jenen großen ersten Etappen als ein Keimblatt zu bezeichnen, denn es repräsentiert einen großen Ast des Zellenstammbaumes, der gemäß seiner Anordnung später in die Gelegenheit kommt, nur bestimmte unicelluläre Fähigkeiten zu entfalten. Schichtenweise Delaminationen sind immer mit Vorsicht zu behandeln, namentlich dann, wenn wie bei den Amnioten auf solchen Schichten reguläre Invagination der vollwertig verbleibenden Außenschichte, der Germinalschicht, erfolgt. Tiefere Schichten wie die Subgerminalschicht haben schon von vornherein einen untergeordneten Rang, der sie keineswegs dazu befähigt, die Keimblätterlehre ins Wanken zu bringen. Sie sind gewissermaßen zur Disposition stehende Zellenkomplexe; kommen sie in die Lage für die auf cänogenetische Weise zugrunde gegangenen Komplexe und Derivate der Germinalschicht einzutreten, ringend vorzuwachsen, so handelt es sich um eine sekundäre Verwendung bereitstehenden Materials, um eine Heteromorphose. Die Erkenntnis des durchaus sekundären Charakters dieser Modifikation einer großen Entwicklungsbahn schließt engere Homologisierung mit den primären, fundamentalen Keimblättern schon von vornherein aus. Ob also die internationale, gemischte Zellengesellschaft der Subgerminalschicht den Intestinaltractus aufbaut oder ob äußerste Zellen der Ganglienleiste, welche bei den Ascendenten Kopfganglien gebildet haben, in zerstreuter Anordnung als eine Folge überschüssigen Wachstums sich nachbarlichen freien Mesodermzellen anschließen oder auch allein alle möglichen Formationen des Stützgewebes liefern, die unter dem Zwang der sich epigenetisch ergebenden Entwicklungs- und Diffe-

renzierungslagen möglich sind, ob bei Anuren Zellen des Entodermmassivs sich ans Mesoderm anschließen — dadurch wird weder die Gasträatheorie Haeckel's noch die Cölomtheorie der Gebrüder Hertwig noch die Mesodermtheorie Rabl's erschüttert. — Das biogenetische Grundgesetz hat alle diese Erscheinungen und Bedingungsänderungen zu berücksichtigen, wenn die gemeinsamen Entwicklungsbahnen und die sie beherrschenden Bedingungen festgestellt werden. Diese Heteromorphosen können unter Umständen in progressivem Sinne von großer Tragweite sein, Ersparnisse und raschere Schaffung von Zellenkomplexen bewirken, die dann mit einem Schlage der differenzierenden Auslese und Anpassung verfallen. Den vollen Rang primordialer Formationen können indes Heteromorphosen auch in der Phylogenese nicht erringen. Alles hat die Approvisionierung der Keimzelle geschaffen, das überschäumende Wachstum, die frühzeitig eintretenden Erscheinungen des beengten Wachstums und der Wachstumsdifferenzen haben gewaltige Zellenmassen gesondert, die lange Zeit hindurch unter Erhaltung ihrer selbst wachsen und infolge des Unterbleibens spezieller funktioneller Beanspruchung sehr lange Zeit wachsen können, ohne dem Staat, den sie aufbauen, Opfer zu bringen. Je später die Feile der differenzierenden Auslese und Anpassung angelegt wird, je länger das Zellenmaterial geschont bleibt, um so besser für die weitere Entwicklung. Dieses rasche Aufbauen des Zellenstaates hat die großen Schritte ermöglicht, die zur Chordonierorganisation geführt haben. Das „Woher" tritt naturgemäß bei so später Inanspruchnahme immer mehr in den Hintergrund, bei solcher Freiheit, Ungebundenheit und Zügellosigkeit des Wachstums — bei so geringer Verantwortung für den Zellenstaat, möchte man fast sagen —, beherrscht zur Zeit der Organisation die Gegenwart, die jeweilige Etappe der epigenetischen Bedingungskette die Entwicklungslage, indem das vorliegende Material den großen Funktionen im Zellenstaate überantwortet wird. In diesem einheitlichen Zwange liegen die Wurzeln des biogenetischen Grundgesetzes. Woher das Material stammt, ob und wo z. B. das Mesoderm an einer vollendeten Gastrula entsteht, ob es unter dem Drängen nachbarlicher Zellen eines übermächtigen „D"-Quadranten schon während der Furchung abgesondert wird — omnes eodem coguntur —, sie alle müssen sich dem Zwange der differenzierenden Auslese cellulärer Fähigkeiten, den großen Forderungen tierischer Organisation in einheitlicher Weise fügen, wenn — bei niederen Formen — die Nahrungsreserven erschöpft sind, das Freileben beginnt, sozusagen Frau Sorge ihren Einzug in den Zellenstaat hält, der Kampf ums Dasein einsetzt. So

können also verschiedene Wege zu gleichartiger Organisation und Verwendung des Materials führen und am Zellenmaterial alle genetischen Unterschiede verwischen. Durch diese sekundären Adaptionen wird jedoch der primäre Unterschied nicht aufgehoben, denn die Übereinstimmung in der Herkunft des Materials entscheidet in morphologischer Hinsicht bei der Charakterisierung der Entwicklungsformen. Primäre Herkunft und primäre Entstehungsbedingungen sind sowohl für die Keimblätterlehre wie für das biogenetische Grundgesetz stets maßgebend. Heteromorphosen stehen in zweiter Linie.

Die Ontogenese der höheren Formen kann naturgemäß über die ursprünglichen Bedingungen der Entwicklung freilebender Ascendenten keinen Aufschluß mehr geben, denn diese sind schon längst durch innere, mit dem Eiwachstum erworbene Bedingungen abgelöst worden, welche eine gleichmäßige Sicherung bewirken. Die Reaktionen auf diese Bedingungen sind jedoch im wesentlichen gleich, und darin besteht das Prinzip der Wiederholung. Der Wechsel der Bedingungen ist mit dem Fortschreiten der Entwicklung auf immer spätere Stadien zurückgedrängt worden und kann in diesen in derselben Weise verfolgt werden, wie in der Ontogenese niedrigerer Formen. Dieser Bedingungswechsel hat also die Keimblätter geschaffen, deren Homologisierung mit vollwertigen, in voller Funktion stehenden Primitivorganen dadurch nicht beeinträchtigt wird. Der Wechsel der Bedingungen und die Verlängerung der Wirksamkeit der Sukzession einer Kette innerer Entwicklungsbedingungen, welcher so rasche und so weite Fortschritte in der Organisation ermöglicht hat, konnte — auch wenn er sich in sehr späten Stadien vollzieht — die ersten kardinalen fundamentalen Gestaltungen nicht beeinflussen, und so ist auch das Gastrulastadium des Menschen in seinen wesentlichen Zügen zur Wiederholung gelangt, oder, richtiger gesagt, weil es in solchen Zügen stets aufs neue erworben wird, — woran die züchtende Auslese mitgewirkt hat — konnte die Basis zu so weitgehender und vollendeter Organisation gewonnen werden, denn nur dieser Weg führt zu solchen Höhen. Durch ein Gastrulastadium muß alles hindurch, was eine Chordonierorganisation erwirbt, ob der Keim während dieser Periode von perivitelliner Flüssigkeit umgeben sich in einer weiten Eihülle entwickelt, ob er platt, flach ausgebreitet einer gespannten Dotterhaut anliegt oder ob der betreffende prävalierende Zellenkomplex am Grunde einer schon im Blastulastadium gebildeten Amnionhöhle liegt — omnes eodem coguntur — gemäß dem biogenetischen Grundgesetz.

Je weiter die Entwicklung vorgeschritten ist, d. h. je später

die funktionelle Anpassung der in rapidem Wachstum begriffenen, aus wohlversorgten Keimen entstandenen indifferenten Zellen bestehenden Formationen eintritt, um so schwieriger wird es, die einzelnen inneren Bedingungen der differenzierenden Gestaltung zu ermitteln. Schon die Analyse der unter dem Zwange äußerer Bedingungen an den Formationen einsetzenden komplizierteren Differenzierungen hat die Schulung durch die deskriptive Analyse einfacherer Gestaltungen, wie sie die Wirbellosen in reicher Fülle darbieten, zur Voraussetzung, wie erst recht die Erkenntnis der inneren Bedingungen der Entwicklung komplizierterer Organe, die ohne zellenstaatliche, funktionelle Beanspruchung erfolgt.

Bei höheren Formen sind doch das Herz und das übrige Gefäßsystem und die durch die Zuführung von Nährmaterial an Konzentrationspunkten des Blutstromes hervorgerufenen Formationen, welche alsbald der funktionellen Anpassung unterliegen, die ersten Formationen, an denen wir, sowie an den Nahrungsquellen, das Wirken äußerer Bedingungen auf den Gesamtorganismus sowie in betreff seiner einzelnen Teile verfolgen können. Was aber an jungen Stadien und niederen Formen gelingt, dies muß auch an den komplizierteren, ohne Funktion lediglich unter dem Zwange innerer epigenetisch gewonnener Bedingungen entstehenden Gebilden möglich sein. Diese Zuversicht bestärkt uns bei dem bescheidenen Versuche, das so interessante Problem solcher Differenzierungsweisen in Angriff zu nehmen, um auch für dieses die Giltigkeit des biogenetischen Grundgesetzes unter Ermittlung der ursprünglichen Bedingungen der Entstehung und des sekundären Wandels, der Prävalenz der inneren Bedingungen zu erweisen. Die geringe Ausbeute, welche bisher bei solchen Untersuchungen gewonnen wurde, zwingt noch nicht zur Resignation, welche wohl nur durch ein Versagen des Experiments gefördert werden könnte. Die Schulung an den einfacheren Problemen, der Blick auf die Gesamtheit und der Rückblick auf die Vergangenheit wird bei systematischer Methodik der Analyse der Entwicklungs- und Differenzierungslagen die situationelle Auslese und auch die komplizierteren Vorgänge, die sich bei Anpassung cellulärer Funktionen abspielen, dem Verständnisse näher bringen.

Die Erscheinungen der physiologischen Heteromorphose gewähren insofern interessante und lehrreiche Aufschlüsse, als sie vor allem zeigen, wie die Funktion alle Unterschiede hinsichtlich der Herkunft des Materials nivelliert und ferner die Universalität indifferenten Materials, junger, wohlapprovisionierter Zellen beweisen. Die physiologische Heteromorphose ergibt in dieser Hin-

sicht prächtige Beispiele, denen die Erscheinungen der künstlichen Heteromorphose, der künstlich erzwungenen Freigabe des Materials zu erweiterter Verwendung, der Regeneration und der ungeschlechtlichen Fortpflanzung nahe verwandt sind. Diese Phänomene können indes weder mit der Keimblätterlehre noch mit dem auf dieser basierenden biogenetischen Grundgesetze in innigere engere Beziehungen gebracht werden, sie sind nur Dokumente der Leistungsfähigkeit und universellen Differenzierungsbereitschaft des Materials, der bezwingenden Wucht des sich epigenetisch ergebenden Bedingungskomplexes. Was hierbei erreicht wird, braucht aber nicht der Ontogenese als atypische und indirekte Entwicklung gegenübergestellt zu werden, denn die ungeschlechtliche Fortpflanzung und die Regenerationserscheinungen erfolgen in ihrer Art ebenso typisch wie die Entwicklung aus dem Ei. Sie werden von ebenso konstant sich einstellenden und ebenso zwingenden epigenetischen Bedingungsketten beherrscht. Sie sind z. T. auch Neuerscheinungen, als ein Ding für sich, so wie Halblarven als ein Novum zu behandeln und demgemäß bei der Klassifikation der Erscheinungen einzureihen. Sie gestatten dann weder auf die Entwicklung aus dem Ei noch auf die Phylogenese bindende Rückschlüsse. Man könnte vielleicht die Entwicklung aus dem Ei als die primäre, die Erscheinungen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung als eine sekundäre Ontogenese und die Regeneration als sekundäre Partialentwicklung betrachten. Es würde in phylogenetischer wie in ontogenetischer Hinsicht gerechtfertigt sein, von sekundärer Ontogenese zu sprechen. Für diese Erscheinung ist es doch charakteristisch, daß die Entwicklung nicht von einer Keimzelle, sondern von einem bereits in Funktion stehenden, sich indifferenzierenden Zellenverbande ausgeht. Es erscheint gewissermaßen der ganze, große Prozeß der Keimzellenbildung ausgeschaltet, und es wird daher ganz erheblich an Energie gespart. Es handelt sich also bei der sekundären Ontogenese um eine abgekürzte Keimbildung; ob die Keimzelle alle die ersten Stadien in progressiver Furchung zu durchlaufen hat, oder ob bereits ein kleiner Zellenkomplex vom Soma frei wird, kommt im wesentlichen auf dasselbe hinaus, wenngleich der Verzicht auf die Approvisionierung der Keimzelle und die übrigen Vorteile, welche die sexuelle Differenzierung bietet, die Leistungsfähigkeit erheblich einschränkt. Die differenzierende Auslese und Anpassung gleicht auch in diesem Falle die Unterschiede hinsichtlich der Herkunft des Materials bis zu einem gewissen Grade aus. — Immerhin tritt die eminente palingenetische Bedeutung des Dottererwerbes und der Ausbildung der

Eihüllen samt allen hierdurch geschaffenen sekundären Veränderungen deutlich genug vor Augen.

Daß die Erscheinungen, welche sich an den rudimentären Organen abspielen, wichtige Dokumente der Palingenese sind, ist längst anerkannt. Hier handelt es sich zwar auch um ein Stillestehen, welches neben der unaufhaltsam wachsenden, konkurrierenden und in günstigere Entwicklungslagen geratenden, besser verwendbaren Nachbarschaft schon vom ersten Augenblicke an einen Rückschritt bedeutet. Es ist aber kein aktives Zurückgehen, sondern nur ein Zurückbleiben, was diese Erscheinungen charakterisiert. Wenn sich im Laufe der Epigenese zwar die Bedingungen zur Entstehung solcher Organe ergeben, aber nicht jene zu weiterem Wachstum und vorteilhafter zellenstaatlicher Wirksamkeit, so werden sie eben funktionell ersetzt und von anderen Organen überholt, daher relativ kleiner und umgebildet. Fritz Müller-Desterro hat bereits das glänzendste Beispiel dieser Art, die Rückbildungserscheinungen an parasitischen Crustaceen näher erörtert (1864), und Haeckel riet „hierbei ins Auge zu fassen, daß durch den Besitz hochdifferenzierter Theile dem Organismus nicht allein Vortheile, sondern auch Lasten erwachsen und daß also das Verschwinden solcher Theile, welche immer eine bestimmte Quantität Nahrung erfordern, für ihn ein positiver Vortheil ist, sobald dieselben nicht mehr im Gebrauch, ihm nicht mehr von Nutzen sind.“ „Die Parallele zwischen der Phylogenie und Ontogenie tritt auch in diesem Falle wiederum auf das Schlagendste ans Licht, denn die gesamte individuelle Entwicklungsgeschichte der rudimentären Theile zeichnet uns in kurzer Zeit mit flüchtigen, aber charakteristischen Strichen die Grundzüge des langen und langsamen cataplasmatischen Processes, durch welchen die rudimentären Theile im Laufe vieler Generationen durch Anpassung an einfachere Lebensbedingungen, durch Nichtgebrauch, Nichtübung etc. von ihrer früheren Ausbildungshöhe herabsanken.“ Die Entstehung rudimentärer Organe ist ein Beweis, wie blindlings und zwangsläufig, ohne jede Zielstrebigkeit das Ringen des Wachstums in den sich epigenetisch ergebenden Entwicklungslagen erfolgt. Genau so wie die rudimentären entstehen auch die Dauerformationen; auch bei ihnen muß es sich erst zeigen, ob und wie sie verwendbar und anpassungsfähig sind. Auch ihre Entstehung müssen wir — wie einen Ringkampf — verfolgen, als wüßten wir gar nicht, was sich weiterhin ergeben werde. Die Stammesgeschichte hat die epigenetische Sukzession der Situationen des Ringens nicht dermaßen verändert, daß jene Formationen nicht entstehen, sie hat nur die Bedingungen

des weiteren Ringens für sie ungünstig verändert. Es werden zwar manchmal andere Situationen erschlossen, andere Verwendungsweisen eröffnet. Manchmal aber werden, so unökonomisch es von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet erscheinen mag, dennoch unter dem Zwange alter Bedingungsketten auch für das Individuum ganz überflüssige aussichtslose Formationen jüngerer stammesgeschichtlicher Perioden in der Ontogenese höherer Formen wiederholt, im ringenden Wachstum spontan erworben, so wie die günstiger situierten Formationen der Nachbarschaft, deren Fortentwicklung nicht epigenetisch unterbunden wird. Solche sehr beweiskräftige Erscheinungen bilden eine Regel häufigen Vorkommens; auch sie repräsentieren eine Wiederholung der fundamentalen Stufenleiter der Organisation unter dem Zwange der Epigenesis, welche dem biogenetischen Grundgesetze folgt und die gesicherten Korrelationen zwischen der Stammes- und Keimesgeschichte bestimmt.

Die für weitere epigenetische Erwerbungen der Entwicklung untauglichen, unverwendbaren rudimentären Organe werden infolge mangelnder Beanspruchung durch das Soma zu Müßiggängern und Schmarotzern und können in jenem Zustande der wiedererreichten völligen Indifferenz, nach vollzogener Indifferenzierung, wenn sie einseitige Betätigung ihrer unicellulären Fähigkeiten aufgegeben haben, später ein immenses Wachstum beginnen, in neue epigenetisch sich ergebende Bahnen eintreten und bösartige Tumoren, z. B. carcinomatöse Wucherungen, erzeugen. Die Kiemenspaltencarcinome, die Urachuscarcinome sind Beispiele solcher bösartig gewordener Reminiszenzen der Phylogenese bzw. Folgen der Palingenese, die der Mensch mitunter mit dem Leben bezahlen muß. —

Unter den palingenetischen Erscheinungen sind also die ursprünglichen Ausgangszustände dotterarmer, freischwärmender, hungriger, von allem Anfang an im vollen Kampfe ums Dasein stehender Ausgangsformen und die erst sekundär und tertiär usw. sich ergebenden Bedingungsänderungen, welche den Weg zu höherer Organisation eröffnet haben, zu unterscheiden. Vor allem ist es die vorübergehende Funktionslosigkeit, welche ein so rasches Weiterbauen, so gesteigertes Wachstum ermöglicht; wenn der Dotter die Nahrungsversorgung, die Placenta außerdem auch noch andere, lebenswichtige Funktionen des Stoffwechsels übernimmt, so können die betreffenden Organe viel rascher im Ringen entstehen und ausgebaut werden. Man könnte also von den Ausgangsformationen und den durch die Approvisionierung und den Schutz des Keimes, die Viviparität bedingten Anpassungen und Abänderungen sprechen, wobei jedoch

stets die kardinale Bedeutung der diese Abänderungen zwangsläufig mit sich bringenden Faktoren zu würdigen ist. Im Vergleich mit den Vorteilen dieser immensen Erwerbe sind die Begleit- und Folgeerscheinungen, jene Seitenwege, welche sich in der Komplikation der Keimblätterbildung, insbesondere der Gastrulation, zeigen, von ganz untergeordneter Bedeutung. Andrerseits haben diese Erwerbungen des Gesamtkeimes (Dotter, Eihüllen) wiederum die Entstehung neuer Einrichtungen von gleichfalls großer palingenetischer Bedeutung als Förderung der stammesgeschichtlichen Vollendung der Organisation mit sich gebracht, unter denen die beim Übergange vom Wasser- zum Landleben sowie beim Erwerbe der intrauterinen Ernährung geschaffenen Formationen an erster Stelle stehen. —

Für die Beurteilung der Gastrulaform ist es hinsichtlich der Wertung des biogenetischen Grundgesetzes also von untergeordneter Bedeutung, ob dieselbe bei freilebenden Formen von relativ wenigen Zellen aufgebaut wird oder ob während der von ein paar Dutzend Zellen ausgeführten Urdarmbildung Millionen gleichaltriger Zellen bereits mit dem Dotter oder der Gebärmutterwand in Beziehung treten, in überaus günstige Wachstumslagen geraten, die sie in stetig steigendem Maße ausnützen, und dann am Aufbaue des Körpers nicht unmittelbar teilnehmen. Es kommt auf die kardinalen Bedingungen der Gastrulation an, welche, wie wir oben gezeigt haben, als äußere oder innere Bedingungen im wesentlichen die Gestaltung des Zellenstaates in gleicher Weise beeinflussen und beherrschen, bei höheren Formen aber bis zu einem gewissen Grade eingeschränkt werden. Für den Enterocölier ist vor allem die Entstehung paariger, paraxialer Mesodermfalten charakteristisch. Ob diese geöffnet oder geschlossen zustandekommen, wann die Leibeshöhle entsteht und wann die einzelnen Abschnitte einer im wesentlichen übereinstimmenden differenzierenden Auslese cellulärer Fähigkeiten preisgegeben werden, ist von geringer Bedeutung. Die Bildung und Segmentierung dieses paarigen Mesoderms erfolgt bei Menschen im Prinzip genau so wie beim Amphioxus. Der gesteigerte Dottererwerb hat dann die Bedingungen für eine reichlichere Mesodermproduktion um den Urmund herum mit sich gebracht, die das prostomale Mesoderm, jenes Zellenmaterial schafft, welches in funktioneller Anpassung sich zunächst mit dem Transport der Nahrungsreserven befaßt, sich größtenteils in den Dienst des Embryos stellt. Die kardinale Errungenschaft der Entstehung der Chorda dorsalis, des Chordoniertypus wird in den Frühstadien des Menschen im wesentlichen genau so wie bei den primitivsten Chordoniern

(Ascidien, Amphioxus) erworben, so daß dieser Typus infolge der relativ geringen Variationsbreite meist auch in der speziellen Art der Entstehung übereinstimmt. Für den Fischtypus ist der neostomale, enterocöle Enterozoon- und Chordoniertypus die Grundlage. Dazu kommt, daß bei dem Durchbruche seitlicher Schlundtaschen der Kiemendarm entsteht. Die Beschuppung, die Zahl und Anordnung der Flossen steht in zweiter Linie. Ob ferner nur fünf oder hundert solcher Kiemenspalten auftreten, ja sogar, ob die Schlundtaschen durchbrechen oder nicht, ist in Anbetracht der Funktionslosigkeit dieser Gebilde bei Embryonen terrestrischer Formen vollkommen gleichgültig. Das Prinzip der Entstehung des Mundes und der Schlundtaschen muß nebst anderem gewahrt sein, wenn wir einer Entwicklungsform den Fischcharakter zusprechen. Dieser Erwerb kommt aber auch in der Entwicklung des Menschen in nicht minder eklatanter Weise zum Durchbruch wie bei einem Fischembryo. Es kann daher der betreffende Entwicklungszustand des Menschen mit Fug und Recht als übereinstimmend mit dem Urfischtypus bezeichnet werden, denn alle die sekundären Anpassungserscheinungen an den einzelnen Organen, z. B. an der Körperdecke, welche an freilebenden Formen dieser Organisationsstufe in mannigfaltiger Ausbildung die verschiedenen Details der Gestaltung bedingen, kommen bei der Charakterisierung des Organisationstypus zunächst nicht in Betracht.

Für den Dipnoer ist stammesgeschichtlich vor allem das gleichzeitige Auftreten der alten Kiemen und des neuen epigenetischen Erwerbes der Lungen charakteristisch. Der Mangel eines Schuppenkleides und anderer für alte und rezente Dipnoer charakteristische Formationen können uns nicht davon abhalten, von einem Dipnoerzustand der menschlichen Entwicklung, welche auch diese Verhältnisse getreulich wiederholt, zu sprechen, wenngleich diese Doppelatmung funktionell nicht eintritt. In dieser Hinsicht ist für das Amphibium der Übergang zur ausschließlichen Lungenatmung und für das Reptil der sukzessive Erwerb der Scheidung der beiden Kreisläufe des Blutes charakteristisch, wodurch erst die volle Ausnützung der Lungenatmung ermöglicht wurde. Dieser Entwicklungsgang wird insbesondere hinsichtlich der Gestaltung des Blutgefäßsystems auch beim Menschen in einer ungemein lehrreichen Weise wiederholt (Pneumozoonzustand.)

So muß also stets zwischen den in einer Linie zwangsläufig vom Einfacheren zum Komplizierteren fortschreitenden Veränderungen und Erweiterungen der fundamentalen Entwicklungslagen dieses Werdeganges, in welchem zwangsläufig eins aus dem anderen hervor-

geht, und jenen wechselnden Adaptionen des Körpers unterschieden werden, bei denen eine Etappe nicht die unmittelbare Voraussetzung der anderen sein muß. Das Wimperkleid der Gasträa, der Wimperring und der Apicalschopf eines freischwärmenden primitiven Enterozoons, die einfache Cuticularbildung der Körperdecke des primitiven Chordoniers, das Schuppenkleid des Fisches, die zarte, Schleim secernierende Haut hochstehender Dipnoer, der Schuppenpanzer der Reptilien und schließlich das Wollhaarkleid eines Säugers können in Äonen von Jahren durch Anpassung an den Wechsel äußerer Bedingungen (insbesondere beim bedeutungsvollen Übergange vom Wasser- zum Landleben) und an andere Faktoren der stammesgeschichtlichen Metamorphosen sukzessive einander folgen; aber jede Etappe geht aus einem noch ganz indifferenten Zustande der Körperdecke und des Bindegewebes hervor. Keine dieser Stufen ist zur Erreichung der folgenden unerläßlich nötig; die höhere Stufe hat vielmehr unter Umständen die Schwächung, Unterdrückung und das Ausbleiben der vorhergehenden zur Voraussetzung. Es handelt sich hierbei um Anpassungserscheinungen an bestimmte Entwicklungs- und Lebenslagen, die ursprünglich größtenteils bereits im Freileben erfolgten. Anders jedoch verhält es sich mit jenen fundamentalen Charakteren, die wir oben zum Teil kennen gelernt haben. Die Bildung der Wirbelsäule hat die Invagination, die Entstehung der Chorda, des Mesoderms und anschließende Veränderungen zur unbedingten Voraussetzung. Am Gefäßsystem, am Excretionssystem ergeben sich nicht minder zwangsläufig bestimmte Reihen, an denen kein Glied fehlen darf, bei denen jede Organisationsstufe die unerläßliche Voraussetzung für die Erreichung der folgenden ist. Solche Reihen werden auch in der Ontogenese vollständig getreulich wiederholt, während die Erwerbung der wechselnden, adaptiven Charaktere, so wichtig sie auch der Stammesgeschichte gewesen sein mögen, meist einen enormen Umweg bedeuten würde, der den Gewinn des raschen Entwicklungstempos erheblich beeinträchtigen, unter Umständen die Erreichung einer höheren Organisation direkt vereiteln würde. Auch in dieser Hinsicht ist stets der Wechsel der Bedingungslagen, den die Embryonalentwicklung und andere Umstände mit sich brachten, zu prüfen und in seinen Folgen zu analysieren. —

In Anbetracht des durch die vorzügliche und schließlich dauernde Approvisionierung für die ganze Entwicklung bedingten raschen Entwicklungstempos und einer durch die Funktionslosigkeit gewährten gewissen gegenseitigen Unabhängigkeit der einzelnen Organe kann es nicht wundernehmen, daß das Gesamtbild des Embryos in den

weiteren Stadien, in dem Ringen seiner einzelnen Teile gewisse Verschiedenheiten im zeitlichen Auftreten und Ablaufe sowie auch der räumlichen Anordnung der Organe zeigt, welche indes die kardinalen Züge der Wiederholung nicht beeinträchtigen können.

Die Forderung der Wiederholung adaptiver, wechselnder Charaktere ist ebenso kurzsichtig wie einseitig und mit der Sicherung und Ökonomie des Werdeganges unvereinbarlich. Ebenso wie die Gastrulaform des menschlichen Keimes nicht bewimpert und das Urfischstadium des Menschen nicht beschuppt sein kann, ist ferner die Metazoenwelt nicht aus einer einzigen individuellen, spezifisch gebauten Urzelle hervorgegangen. Es handelt sich vielmehr um einen ganz bestimmten Zellentypus, welcher dadurch ausgezeichnet ist, daß er sich unter Erhaltung des Verbandes teilen und so einen festgefügten langlebigen Zellenstaat begründen kann. Wo und wann immer solche Urahnenzellen entstanden sind, wie sie sich in ihrer chemischen Konstitution individuell unterschieden haben, ist zunächst gleichgültig, alle haben mit denselben Mitteln dieselben fundamentalen führenden Organisationen des Zellenstaates erworben. Omnes eodem coguntur. Jene Differenzen sind zunächst nur Begleiterscheinungen, die hinsichtlich jenes kardinalen Moments eine untergeordnete Rolle spielten. Neben diesen Zellen entstanden unzählige andere, welche diese Fähigkeiten nicht erlangten, das Schwesterreich der Protozoen begründet haben und ursprünglich ebenso spontan entstanden sind. Stets handelt es sich um die prinzipiellen, fundamentalen Charaktere.

Auf jeder Organisationsstufe besteht Veränderlichkeit äußerer und innerer Entwicklungsbedingungen, der Entwicklungslagen, und es ist Gelegenheit zur Abzweigung, zum Verharren unter Entstehung sekundärer und tertiärer Charaktere gegeben. Darauf gründet sich die Mannigfaltigkeit der rezenten Organismenwelt, welche stammesgeschichtlich bis zu jener Etappe zurückzuführen ist, an welcher die Divergenzen einsetzten und der Erwerb jener besonderen Charaktere begann. Es sind also die Wegstrecken der gemeinsamen Entwicklungsbahnen, in denen hinsichtlich der fundamentalen Organisation ein gewisser Parallelismus bestand, festzustellen. Durch die Abstrahierung besonderer Anpassungsweisen gelingt es dann, an der rezenten Formenwelt die Grundform an den einzelnen Divergenzstellen sozusagen herauszuschälen. Diese Grundformen sind gewissermaßen festgehaltene, arretierte Etappen der Stammesentwicklung, der großen, einheitlichen Entwicklungsbahn. Mit ihnen stimmen die rasch durchlaufenen Entwicklungsformen höherer

Formen überein. Sind die sekundären, nach der Abzweigung erworbenen Merkmale primitiver, rezenter Formen gering, dominieren im Körperbau die primären, am Stamme erworbenen Charaktere, dann können die entsprechenden Entwicklungsformen höherer Formen mit gewissen Abstrichen direkt mit niedrigen rezenten Formen verglichen werden. Unter allen Umständen bieten aber die Entwicklungsformen niederer Formen, an denen jene adaptiven Komplikationen noch nicht so zur Geltung gekommen sind, die direkten, stammesgeschichtlichen Vergleichspunkte mit solchen höherer Formen dar. Dies ist die Forderung des biogenetischen Grundgesetzes, das Programm biogenetischer, stammesgeschichtlicher Forschung, bei welcher wir stets die Organisation und die Entwicklung der Menschen als Ziel vor Augen haben.

Die Metazoenwelt gleicht einem Baume, dessen Wurzeln wir in zentripetaler Richtung verfolgen müssen. Die Verzweigungen der Wurzeln repräsentieren nämlich den sukzessiven Erwerb der Urahnenzellen der Metazoen. In bzw. aus anorganisch und organisch verschiedenem Erdreiche, zu verschiedenen Zeiten, mit verschiedener Konstitution und Variation entstanden, konvergieren die Wurzeln des (Metazoen-) Stammbaumes insofern, als sie damit den Erwerb der Teilung im Verbande charakterisieren. Der Stamm des Metazoenbaumes besteht aus parallel verlaufenden Fasersystemen, die je nach ihrem Wurzelareal an sich verschieden, aber prinzipiell hinsichtlich der essentiellen Zellgebilde und cellulären Erwerbe gleichartig sind. Es gab verschiedene Blastäaden, Gasträaden. Aber diese Organisation mußte alles, was eine höhere Organisation erlangte, trotz aller nebensächlichen Verschiedenheiten, wann und wo immer, in gleichartigem Grundtypus erreichen. Nun erst beginnt die Verästelung, die Divergenzen setzen ein. Die Organisationsstufe der Gasträa bot als solche der Variation einen gewissen Spielraum, sie war dauerhaft genug, um in beiden primären Keimblättern mannigfache Veränderungen zu gestatten, die, je weitere Kreise sie zogen, immer weiter von der gemeinsamen Bahn zum Enterozoon ablenkten und in jene Sackgassen führten, aus denen die rezenten Cölenteraten und viele Rippenquallen hervorgegangen sind. Der Metazoenstamm setzt sich ins Enterozoenreich fort. Die Organisation dieses Typus gestattete eine reiche Mannigfaltigkeit für die Gewinnung divergierender Charaktere, und so gab es nach allen Richtungen Verästelungen und Abzweigungen, welche sowohl die Formbildung wie die Differenzierung betrafen. Diese Unterschiede im ringenden Teilungswachstum

und der Entfaltung anderer unicellulärer Fähigkeiten können in allerletzter Linie auf jene Differenzen und die chemische Konstitution der Urahnenzellen zurückgeführt werden, welche durch lange Zeiträume hindurch als Begleiterscheinungen latent blieben, gesteigert oder aber erst allmählich durch Anpassung erworben wurden. Auf jeden Fall ist die volle Wirksamkeit dieser Momente das Werk der Epigenesis. Der mächtige Stamm jenes Baumes, d. h. die Bahn, welche zur dominierenden Wirbeltierorganisation führt und die reichste Entfaltung des Zellenstaates gewährleistet, leitet zum Enterocölier- und Chordoniertypus. Allenthalben seitliche Abzweigungen, bis endlich jener Urfischtypus erreicht und damit das Reich der der Wirbeltiere begründet war. Alle die zahllosen Weiterverzweigungen, die Hegemonie des Dipnoer- und des darauffolgenden Pneumozoontypus, der terrestrischen Formen und die weitere Fortsetzung des Stammbaumes sollen uns hier, wo es sich um die Prinzipien des biogenetischen, die kardinalen „Formveränderungen" (Haeckel), nicht aber enge Stadien betreffenden Grundgesetzes handelt, nicht weiter beschäftigen. —

Überblicken wir noch einmal diesen gewaltigen Werdegang, so treten zwei prinzipielle Momente scharf hervor. Ziel- und richtungslos, spontan, durchaus epigenetisch war der Erwerb, eines ergab in der Stammesgeschichte im kleinen zwangsläufig das andere, in blinder Anpassung wurde auf allen, sich immer mehr verzweigenden Linien in den Tag hineingebaut. Je größer das Gebäude wurde, um so mehr trat das ursprüngliche Fundament — die Keimzelle — relativ zurück. Bei der ontogenetischen Wiederholung ist es nicht anders. Zwangsläufig wurde aber sukzessive der epigenetische Erwerb, das Chaos der Varianten beschränkt und auserlesen, weil alles, was nicht Schritt für Schritt ohne wesentliche, den Gang der Entwicklung unvorteilhaft beeinflussende Bedingungsänderungen den einzelnen Organisationstypen folgte, stehen blieb, bei der züchtenden Selection zugrunde ging oder sich abzweigte. Die Sicherung eines bestimmten Entwicklungsganges war auch bei ungleichartigem Ausgangsmaterial in erster Linie durch die gleichartigen Bedingungsketten gegeben. Jede Blastäa, war sie groß oder klein, war der Chemismus ihrer Zellen wie immer variiert, wurde unter den Folgeerscheinungen des ungleichen Wachstums, gleichviel ob unter dem Zwange äußerer oder innerer Bedingungen, zu einer Gasträa. So ging es fort und fort. Erst sekundär wurden diese anfänglichen Begleiterscheinungen im Chemismus, vor allem aber die Art des Eiwachstums zu einem namentlich bei der Formbildung und Differenzierung richtunggebenden Faktor

und stetig wiederholt, zur Sicherung der Entwicklung unter gleichzeitiger Eindämmung direkt wirkender Außenbedingungen. Aber auch diese graduellen Veränderungen, welche eine einfache, sich mästende Einzelzelle betreffen und lediglich unicelluläre Funktionen in verschiedener Weise steigern, bedeuten nur minimale Änderungen der Ausgangssituation, die in keinem Verhältnisse stehen zur gleichzeitigen, immer größer werdenden Komplikation des epigenetisch sich ergebenden Bedingungskomplexes, welchen gesteigertes Teilungswachstum und treffliche Approvisionierung ermöglicht haben. Der Parallelismus zwischen der Ontogenese und Phylogenese besteht somit in erster Linie in der Übereinstimmung des epigenetischen Prinzips des Erwerbes der zellenstaatlichen Organisation mit den bescheidenen cellulären Mitteln; nur die Quantität und Qualität der Approvisionierung zeichnet die Keimzellen besonders aus. In zweiter Linie steht das mit diesen Mitteln, aus der beim Eiwachstum erlangten Ausgangssituation des ringenden Wachstums Erworbene, die Übereinstimmung der aus prinzipiell gleichartigen Ausgangssituationen des polarbilateralen Eibaues sich einstellenden Etappen und Erscheinungsweisen des Ringens und der sukzessive sich epigenetisch ergebenden Komplikationen des Bedingungskomplexes. Das Erbe der Vergangenheit ist die approvisionierte Eizelle, deren zelluläre Fähigkeiten graduell gesteigert werden. Diese relativ einfache Zelle darf nicht mit rätselhaften Anlagesubstanzen, Atomverkettungen, Plassonten, Vererbungssubstanzen und geschichteten Attraktionssystemen etc., welche Spezifika für die Bildung der Organe und sogar der individuellen Charaktere ihrer Gestaltung sein sollen, überlastet werden, denn damit würde die Entwicklung in ein Zerrbild verwandelt und statt einer klaren deskriptiven Analyse der Entwicklung, der epigenetischen Evolution cellulärer Fähigkeiten ungeheuere Schwierigkeiten und ein mystisches Dunkel geschaffen. Es ist daran festzuhalten, daß durchaus nicht alle Erscheinungen und Leistungen einer höheren Organisation in der Phylogenese von vollendeten Individuen erworben worden sind. Vielmehr spielt auch in der Stammesgeschichte das allmählich geförderte Eiwachstum in dieser Hinsicht eine überaus wichtige erwerbende, richtunggebende Rolle. Die große Variabilität des Eiwachstums hat auch, soweit sie schon durch physikalische Momente beeinflußt wird, bei der Begründung und Vergrößerung des Zellenstaates ganz charakteristische Reaktionen zur Folge, welche schöpferisch wirkend, selbständig ganz neue Entwicklungsbahnen, einen Werdegang von unabsehbarer Tragweite einleiten. Ganz fundamentale Organi-

sationen werden auf solche Weise erworben. So bietet die bisher meist als ein Problem für sich behandelte oder ganz vernachlässigte Untersuchung des Eiwachstums den Schlüssel für das Verständnis des Werdeganges der Organisation, sofern nicht die Aufstöberung und Isolierung von Anlagesubstanzen angestrebt wird, sondern die groben, den Teilungsmechanismus vorwiegend physikalisch beeinflussenden und ungleiches Teilungswachstum der Abkömmlinge bedingenden graduellen, quantitativen Unterschiede in der Verteilung cellulären Baumaterials und die übrigen, durch das langandauernde, eine gewaltige unicelluläre Leistung repräsentierende Eiwachstum im Zellengefüge der Oocyte geschaffenen Veränderungen ermittelt werden. Die heranwachsende Oocyte ist wie eine Nahrungsreserven aufstapelnde Leberzelle zu betrachten. Daß die Registratur des Stoffverkehrs eine größere ist, bedingt nur graduelle Unterschiede. Nicht Anlagesubstanzen, sondern Rohmaterial für celluläre Verrichtungen und Differenzierungen wird gebildet und aufgestapelt. Aus den flüssigen, gelösten und korpuskulären Komponenten des rohen Baumaterials schafft der Zellenstaat bei der differenzierenden Auslese und Anpassung unter Steigerung unicellulärer Fähigkeiten die verschiedenen Gewebe. Dieses Rohmaterial ist das Gemeingut aller einzelnen Zellen und kann ebenso wie das Meerwasser nicht mit bestimmten Formationen und Differenzierungen in engere direkte Beziehungen gebracht werden. Die Disposition über das Rohmaterial, d.h. die Verwendung desselben zu besonderen cellulären Differenzierungen, also die Verwertung und Umarbeitung des Rohmaterials, die Lokalisation der Differenzierung ist ausschließlich das Werk des Zellenstaates, der Epigenesis. Die Bedingungen zu diesen Entscheidungen ergeben sich erst im Verlaufe des epigenetischen Ringens und können nie und nimmer schon in der Keimzelle alle definitiv spezifiziert festgelegt sein. Jenes Rohmaterial mit groben Formbildungen (Invagination, Faltenbildung etc.) in spezifische Beziehungen zu bringen, ist ein Beweis mangelnder Einsicht in das epigenetische Entwicklungsprinzip. Der deskriptive Analytiker kennt im Gegensatze zum spekulierenden kausalen Analytiker, dem Neoevolutionisten, keine Präformation für Werke eines Zellenstaates, sondern nur Prävalenzen unicellulärer Fähigkeiten in der Keimzelle. In der Art und der Lokalisierung dieser Prävalenzen unterscheiden sich die Eizellen der Metazoen. Die vergleichende physiologische Erforschung des epigenetischen Werdeganges, des Bedingungskomplexes der Entwicklung und nicht die Rubrizierung der Eizelle ist die Forderung des biogenetischen Grundgesetzes.

So wie die Oocyten erst allmählich ihre schmarotzende Tätigkeit in einer zwangsläufig wirkenden, eigenartigen Differenzierungslage erwerben und dabei jene weitestgehende Einseitigkeit ihres cellulären Wachstumes gewinnen, welche dann die Befruchtung ausgleicht, wie ferner ungleiches Eiwachstum in schlichter, einfacher, aber bestimmender Weise das Ringen der Entwicklung einleitet, so werden auch alle übrigen Entwicklungs- und Differenzierungslagen im Laufe der Ontogenese aller Generationenreihen erst allmählich, epigenetisch erworben, indem sich alle ringenden Zellen und Zellenkomplexe in blinder Anpassung den sich epigenetisch ergebenden Bedingungen fügen. Das Eiwachstum, der letzte epigenetische Entwicklungsakt im Soma schließt den Zyklus; als einfache Zellen, so wie alle indifferenten Gewebszellen, treten die Oocyten ins Wachstum ein, sie müssen sich erst an diese eigenartige Differenzierungslage anpassen, und wenn sie dieselbe meistern, so treten andere an ihre Stelle. Während der Furchung muß der lange vernachlässigte Teilungsmechanismus in funktioneller Anpassung sich für eine immense Dauerleistung trainieren, und schließlich wird in situationeller Auslese und Anpassung diejenige Art der Differenzierungsbereitschaft gepflegt und gesteigert, welche vor Ort verwendbar und tauglich ist. Die Fertigkeit und Vollendung, welche die Zellen der Metazoen in den verschiedensten Differenzierungslagen und Differenzierungsleistungen im staatlichen Verbande universell — im Gegensatze zu den Schranken, welche die Einzelligkeit mehrseitiger besonderer differenzierender Betätigung setzt — erringen, muß erst mühsam erworben werden. So wie die Ureier das celluläre Arbeitszeug zum Eiwachstum besitzen, so wuchern die Keimzellen mit demselben cellulären Material, mit denselben Fähigkeiten und Werten, wenn sie als einfache wohlversorgte Arbeiter nach einer leiblicher Wohlfahrt gewidmeten Periode den Zellenstaat begründen und aufbauen. Ihr universelles Arbeitszeug, ihre uneingeschränkte, unverbrauchte, durch treffliche, den Reserven eines Ozeanriesen vergleichbare Mitgift versorgte und bestimmte Differenzierungsbereitschaft sichern ihren langen Weg, den sie blindlings in den Tag hinein, komme, was kommen mag, in spontaner Anpassung verfolgen, wobei es nur eine Losung gibt, das Vorwärts des überschäumenden, unaufhaltsamen Wachstumes. Die Erkenntnis des epigenetischen Charakters aller Erwerbungen und Errungenschaften, welche die Ontogenese mit sich bringt, erklärt die celluläre Totipotenz und Vollbereitschaft der ersten Blastomeren und indifferenten Zellen.

Die Ermittlung der Bedingungen, unter denen sich das Teilungs-

wachstum der Keimzelle lokal steigert und in Anpassung entfaltet, die Feststellung des mannigfachen Einflusses, welchen die Approvisionierung der Keime auf diesen fundamentalen Teilungsmechanismus ausübt, läßt sich an einer einzelnen Form, besonders dann, wenn die Eizelle, wie es den meisten Entwicklungsmechanikern beliebt, als etwas Gegebenes betrachtet und die Art des Eiwachstums der deskriptiven Buchung überlassen wird, nur mit einer gewissen Unsicherheit, gleichsam auf schwindelndem Pfade durchführen. Es ist durchaus unrationell, um jeden Preis, mit allen Hebeln und Schrauben der Forschung einzelnen rezenten Species die Faktoren, welche ihren Werdegang beherrschen, abzutrotzen. Die Sicherheit des Urteils, das volle Verständnis der bei den einzelnen Formen sich darbietenden Verhältnisse und Varianten wird erst durch den umfassenden Vergleich der bei ungestörter Entwicklung unter mannigfacher Variation des Bedingungskomplexes geschaffenen Reaktionen derselben unicellulären Vorgänge und Leistungen erlangt. Es ist erst eine Vorarbeit getan, wenn wir z. B. bei Meroblastiern die Widerstände und Hindernisse, die der Teilungsmechanismus infolge der Dotterbelastung der Keimzelle überwindet, ferner die Art und die Weise, wie sich die Keimscheibe von den Klammern und Fesseln des Dotters frei macht, wie die Verdauung des Dotters erfolgt und wie gewisse Zellenkomplexe sich als Funktion der Gelegenheit ausschließlich in differenzierender Auslese und Anpassung ihrer unicellulären Fähigkeiten mit der Verarbeitung des Dotters beschäftigen, ermitteln. Damit wäre die physiologische Seite des Problems für den ersten Entwicklungstag erschöpft. Das volle Verständnis für die so entstandenen, in einen Komplex unicellulärer Anpassungen auflösbarer Formationen wird jedoch erst dann errungen werden, wenn wir nachsehen, wie sich bei geringerer Dotterbelastung in der von der rezenten Formenwelt in allen Einzelgliedern und in reicher Variation präsentierten Reihe die korrespondierenden Vorgänge abspielen, wenn wir sozusagen einen Kataster anlegen und die einzelnen Regionen der Keimscheibe bezeichnen und dann als Vollendung des Vergleiches die ihnen homologen Bezirke an der Cöloblastula und der Gastrula des Amphioxus aufsuchen. Die Kenntnis der Erscheinungen, welche die sukzessive Zunahme des Dotters mit sich brachte, indem sie die meroblastischen Furchungstypen schuf, die historische Betrachtungsweise, ermöglicht somit erst die volle Würdigung der im ontogenetischen Werdegange bei den einzelnen rezenten Formen sich darbietenden Veränderungen. Bei einem so zwangsläufigen Katastervergleiche der jungen Keime kann kein morphologisch und physiologisch bedeutsames Detail entgehen.

Ohne diesen die Einseitigkeit und die Komplikation des Bedingungskomplexes analysierenden und den phyletischen Werdegang offenbarenden Vergleich ist sowohl die physiologische wie die morphologische Forschung einseitig, unbefriedigend und vielfach irreführend. Dasselbe gilt mutatis mutandis auch für die älteren Stadien.

Nicht die Aufstellung von Denkmöglichkeiten und Ahnengalerien, sondern die Ermittlung der sukzessiven Änderungen des gewaltigen Bedingungskomplexes der Entwicklung während des phyletischen Werdeganges, die aus dem Vergleiche der Bedingungsketten, welche die Entwicklung rezenter Formen beherrschen, erschlossen werden kann, also die Erkenntnis des Epigenesis, die Klarlegung der großen, unter denselben Bedingungen bei stammverwandten Formen erworbenen Entwicklungsweisen und gemeinsamen einheitlichen Entwicklungsbahnen ist die Aufgabe und das Ziel der embryologischen Erforschung der Entstehung der rezenten Organismen. Die vergleichende physiologische Forschung, die Ermittlung der sukzessiven Änderung und Komplikation des epigenetischen Bedingungskomplexes der Entwicklung bei den verschiedenen Formen liefert die wichtigsten Dokumente für die Genealogie, das letzte Ziel und das übersichtlich geordnete Ergebnis vergleichender Morphologie. Der Zwang der Epigenesis, die „aus Gleichartigem Ungleichartiges“ schuf und schafft, die Phylogenese ebenso begründet hat, wie sie die Ontogenese beherrscht, bedingt jene monistische Solidarität der Entwicklung, welche im biogenetischen Grundgesetze so klar zum Ausdrucke gelangt. Das biogenetische Grundgesetz betrifft sowohl im allgemeinen den Erwerb der Steigerung und Vielseitigkeit cellulärer Leistungen und Anpassungsweisen, die epigenetische Evolution cellulären Schaffens in der Phylogenese und Ontogenese, wie im speziellen den übereinstimmenden Erwerb der einzelnen epigenetisch einander folgenden Entwicklungslagen, den Bau der großen auf solche Weise in der Keimes- und Stammesgeschichte, in zähem Ringen gebahnten und verlängerten, zu solchen Höhen emporführenden Entwicklungswege. So leitet die Erkenntnis des biogenetischen Grundgesetzes, welches in seinen durchaus epigenetischen Prinzipien, im Sinne Ernst Haeckel's erfaßt, allenthalben bestätigt werden kann, den Menschen Schritt für Schritt bei der wissenschaftlichen Vertiefung des Monismus, in seinem „eigentlichen Studium“, das sie begeisternd fördert.

Innsbruck, Anatomisches Institut, am 24. Mai 1911.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.

Soeben erschien:

Festschrift

zum 60. Geburtstage des Herrn Geheimen Hofrats

Prof. Dr. J. W. Spengel.

Herausgegeben von

A. Brauer (Berlin), **L. Döderlein** (Straßburg), **L. Dollo** (Brüssel), **H. Ludwig** (Bonn), **E. L. Mark** (Harvard Univ.), **M. Weber** (Amsterdam) und **A. Weismann** (Freiburg).

(Zoologische Jahrbücher. Supplement 15.)

1912. 3 Bände. Preis: 225 Mark.

Erster Band: Arbeiten vorwiegend systematischen Inhalts. Mit 32 Tafeln und 59 Abbildungen im Text. Preis: 75 Mark.

Zweiter Band: Arbeiten vorwiegend anatomischen Inhalts. Mit 41 Tafeln und 212 Abbildungen im Text. Preis: 100 Mark.

Dritter Band: Arbeiten vorwiegend allgemein zoologischen und physiologischen Inhalts. Mit 18 Tafeln und 161 Abbildungen im Text. Preis: 50 Mark.

Soeben erschien:

Zoologische u. anthropologische Ergebnisse einer Forschungsreise im westlichen und zentralen Südafrika

ausgeführt in den Jahren 1903—1905
mit Unterstützung der kgl. preuß. Akademie der Wissenschaften zu Berlin
von

Dr. **Leonhard Schultze,**
Professor der Geologie an der Universität Kiel.

Fünfter Band:

Systematik und Tiergeographie.

Erste Lieferung.

Mit 4 Tafeln, 1 Karte und 14 Figuren im Text.

Preis: 7 Mark 50 Pf.

Inhalt: **Südwestafrikanische Schizopoden** von Carl Zimmer, Breslau. Mit Tafel I und II. **On a Collection of African Coccidae** von Robert Newstead. With Tafel III. **Copepoda** von Carl van Douwe, München-Schwabing. Mit Tafel IV und 1 Karte im Text. **Das Plankton der Küste von Südwestafrika** von C. Apstein, Berlin. Mit 14 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis der Bände I—IV kostenfrei!

Festschrift zum siebzigsten Geburtstage des Herrn Geheimen Rats Prof. Dr. August Weismann in Freiburg in Baden.

Mit 32 Tafeln und 104 Abbildungen im Text. („Zoologische Jahrbücher" herausgegeben von Dr. J. W. Spengel, Prof. in Gießen. Supplement VII.) 1904. Preis: 60 Mark.

Inhalt: (Jeder Beitrag ist einzeln käuflich.)

Über das Vorkommen eines Kehlkopfes bei Ganoiden und Dipnoern sowie über die Phylogenie der Lunge. Von R. Wiedersheim. Mit 6 Tafeln und 1 Abbildung im Text. Preis: 9 Mark. — Über Amoeba viridis Leidy. Von August Gruber. Mit 1 Tafel. Preis: 2 Mark 50 Pf. — Künstliche Parthenogenese. Von Alexander Petrunkewitsch. Mit 3 Tafeln und 8 Abbildungen im Text. Preis: 5 Mark. — Keimfleck und Synapis. Von Konrad Guenther. Mit 1 Tafel. Preis: 2 Mark. — Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Von Valentin Häcker. Mit 1 Tafel und 13 Abbildungen im Text. Preis: 4 Mark. — Über Doppelbildungen bei Lumbriciden. Von E. Korschelt. Mit 2 Tafeln und 7 Abbildungen im Text. Preis: 2 Mark. — Anthraconema. Von Otto L. zur Strassen. Mit 2 Tafeln und 9 Abbildungen im Text. Preis: 4 Mark. — Über die Entwicklung der Vellela aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. Von R. Woltereck. Mit 3 Tafeln und 6 Abbildungen im Text. Preis: 5 Mark. — Die Hemipterengattung Polyctenes Gigl. und ihre Stellung im System. Von P. Speiser. Mit 1 Tafel. Preis: 1 Mark. — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. Von August Brauer. Mit 3 Tafeln und 7 Abbildungen im Text. Preis: 3 Mark. — Über die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus. Von Th. Boveri. Mit 10 Abbildungen im Text. Preis: 1 Mark. — Über experimentell erzeugte Doppelbildungen mit zyklopischem Defekt. Von Hans Spemann. Mit 2 Tafeln und 24 Abbildungen im Text. Preis: 3 Mark. — Über den feinern Bau der Stäbchen und Zapfen einiger Wirbeltiere. Mit 1 Tafel und 3 Abbildungen im Text. Preis: 2 Mark 50 Pf. — Über die Entwicklung von Gyrodactylus elegans v. Nordm. Von L. Kathariner. Mit 3 Tafeln und 10 Abbildungen im Text. Preis: 3 Mark 50 Pf. — Über die Hummeln als Zeugen natürlicher Formenbildung. Von H. Friese u. F. v. Wagner. Mit 2 Tafeln. Preis: 5 Mark. — Über Polymorphismus und Variation bei den Ameisen. Von August Forel. Preis: 1 Mark. — Zur Kenntnis des Polymorphismus der Ameisen. Von C. Emery. Mit 6 Abbildungen im Text. Preis: 1 Mark 50 Pf. — Zur Kenntnis der Gäste der Treiberameisen und ihre Wirte vom obern Kongo. Von E. Wasmann. Mit 3 Tafeln. Preis: 5 Mark. — Brutpflege bei Echinodermen. Von Hubert Ludwig. Preis: 80 Pf. — Der Begriff des Instinkts einst und jetzt. Von Heinrich Ernst Ziegler. (2. Auflage 1910.) Preis: 3 Mark. — Über Schwimmblasen, Lungen und Kiementaschen der Wirbeltiere. Von J. W. Spengel. Preis: 1 Mark 20 Pf.

Festschrift zum achtzigsten Geburtstage des Herrn Geheimen Regierungsrats Prof. Dr. Karl Möbius

in Berlin. Mit 20 Tafeln und 20 Textabbildungen. („Zoologische Jahrbücher" herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen. Supplement VIII.) 1905. 654 S. gr. 8°. Preis: 36 Mark.

Inhalt: Karl August Möbius. Von Fr. Dahl. — Koreanische Süßwasser-Mollusken. Von Ed. von Martens. — Revision von Hellers Ascidien-Typen aus dem Museum Godeffroy. Von W. Michaelsen. — Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna der Magalhaen-Provinz. Von Hermann Strebel. — Die geographische Verbreitung der Scolopendriden. Von Karl Kraepelin. — Über die Entwicklungsstufen der Steinläufer, Lithobiiden, und Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Von Karl W. Verhoeff. — Tierreiche und Pflanzenreiche des Landes. Von F. Höck. — Zur Systematik der koloniebildenden Radiolarien. Von K. Brandt. — Die Appendicularien des arktischen und antarktischen Gebiets, ihre Beziehungen zueinander und zu den Arten des Gebiets der warmen Ströme. Von H. Lohmann. — Asciden von Mauritius. Von R. Hartmeyer. — Die zoogeographischen Beziehungen Südamerikas, betrachtet an den Klassen der Reptilien, Amphibien und Fische. Von G. Pfeffer. — Über einige stieläugige Krebse von Messina. Von Joh. Thiele. — Über die Lebensweise und die geographische Verbreitung der coprophagen Lamellicornier. Von H. J. Kolbe. — Beitrag zur Kenntnis der Metamorphose geflügelter Heteropteren. Von Th. Kuhlgatz. — Über die Bedeutung des Begriffs der Biocönose für den biologischen Schulunterricht. Von Karl Matzdorff. — Betrachtungen über die Architektonik der Tiere. Von J. W. Spengel.

Diesem Heft liegt ein Prospekt bei von **Gustav Fischer**, Verlag in **Jena**, über **„Handwörterbuch der Naturwissenschaften"**.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG
FÜR
ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN

EINUNDDREISSIGSTER BAND

VIERTES HEFT

MIT 24 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1912

Inhaltsübersicht.

Seite

Demoll, Reinhard u. Ludwig Scheuring, Die Bedeutung der Ocellen der Insecten. Mit 23 Abbildungen im Text . . . 519

Hess, C., Untersuchungen zur Frage nach dem Vorkommen von Farbensinn bei Fischen. Mit 1 Abbildung im Text 629

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Neueste Veröffentlichungen:

Soeben erschien:

Verhandlungen des VIII. Internationalen Zoologen-Kongresses zu Graz

15.—20. August 1910.

Herausgegeben vom

Generalsekretär des Kongresses

Rudolf Ritter von Stummer-Traunfels.

Mit 7 Tafeln und 136 Abbildungen im Text.

1912. Preis: 30 Mark, geb. 31 Mark 50 Pf.

Hieraus einzeln:

Die Biologie des Donaudeltas und des Inundationsgebietes der unteren Donau. Vortrag, gehalten auf dem VIII. Internationalen Zoologen-Kongreß in Graz am 15. August 1910. Von Dr. **Gr. Antipa,** Direktor des Naturhistorischen Museums in Bukarest. Mit 18 Figuren im Text. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Über die Luftsäcke der Vögel. Vortrag, gehalten auf dem VIII. Internationalen Zoologen-Kongreß in Graz am 18. August 1910. Von **Franz Eilhard Schulze,** Berlin. Mit 1 Tafel und 6 stereoskopischen Textfiguren. Preis: 1 Mark 60 Pf.

Soeben erschien:

Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern.

Band XI, Heft 1.

Im Auftrage der Gesellschaft herausgegeben von

C. E. Hellmayr,

Kustos der ornithologischen Abteilung der Zoologischen Staatssammlung, Generalsekretär der Gesellschaft.

1912. Preis: 5 Mark.

Inhalt: **Nachruf an Dr. Karl Parrot** von L. Frhr. von Besserer. — **Gelegenheitsbeobachtungen aus Bad Kissingen und Umgebung** von L. Frhr. von Besserer. — **Vogelbeobachtungen aus Unterfranken** von Dr. Hans Stadler (Lohr). — **Materialien zur bayerischen Ornithologie. VII. Beobachtungsbericht aus den Jahren 1909 und 1910** von Dr. J. Gengler. — **Die Züge des Staren (Sturnus vulgaris L.) in der Bamberger Landschaft im Beobachtungsjahre 1911** von Dr. A. Ries (Bamberg). — **Beschreibung eines neuen Dendrocolaptiden aus Venezuela** von C. E. Hellmayr und Josef Graf von Seilern. — **Über neue und seltene Vögel aus Südperu** von C. E. Hellmayr. — **Zwei neue paläarktische Formen** von A. Laubmann.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Bedeutung der Ocellen der Insecten.

Von

Reinhard Demoll, Privatdozent und Assistent in Gießen.

u. **Ludwig Scheuring,** cand. rer. nat. in Gießen.

Mit 23 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Seite
Einleitung 519
Historische Übersicht 520
Kritische Besprechung der Hypothesen und zum Teil Nachprüfung ihrer Voraussetzungen 539
Eigene Auffassung und Beweismaterial hierfür 551
Anhang 622

Einleitung.

Die Existenz von zweierlei, morphologisch scharf voneinander geschiedenen Lichtsinnesorganen bei vielen Insecten hat von jeher Veranlassung gegeben, den Ocellen eine Funktion zuzuschreiben, die sich nicht mit der des Facettenauges deckt, sondern vielmehr eine Spezialisierung der Sehfunktion in irgendeiner Art darstellt, und zwar so, daß das Facettenauge als Hauptauge anzusprechen ist, die Ocellen dagegen einer Nebenfunktion allein dienen.

Welcher Art aber auch die Spezialisierung der Ocellen nach den verschiedenen Autoren sein sollte, keine der gegebenen Hypo-

thesen konnte wirklich befriedigen. Es war daher nicht erstaunlich, daß Stimmen laut wurden, die den Ocellen überhaupt jede Bedeutung als Lichtsinnesorgane absprachen. Aber auch gegen diese Auffassung ließen sich triftige Gründe anführen. So wird es verständlich, daß sich die sorgfältigen Erwägungen von Kolbe in der Hauptsache damit bescheiden, Hinweise zu geben, die event. zur Lösung der Frage beitragen können.

Wir wollen nun versuchen, zunächst eine historische Übersicht über die Forschungen auf diesem Gebiete zu geben. Daran soll sich eine kurze Zusammenfassung der bis heute aufgestellten Hypothesen anschließen. Weiter sollen diese eine kritische Besprechung erfahren. In einigen Fällen setzt dies eine Nachprüfung der als Basis für die betreffende Hypothese gewählten Ergebnisse voraus. Schließlich werden wir versuchen, die Bedeutung der Ocellen von einem neuen Gesichtspunkt aufzufassen; wir werden zu prüfen haben, ob die bisher vorliegenden gesicherten Befunde unsere Hypothese als berechtigt erscheinen lassen, und wir werden weiter neues Material beizubringen versuchen, das uns geeignet erscheint, unsere Auffassung zu stützen.

Historische Übersicht.

Es mag vielleicht scheinen, als werde der historischen Betrachtung hier allzuviel Raum zugestanden, als seien die Zitate in größerem Umfang aufgenommen worden, als durchaus nötig erscheint.

Würde es sich in diesem Abschnitt nur darum handeln, die Entwicklung und den Wechsel der Ansichten über die Bedeutung der Ocellen darzutun, so könnte man diesem Vorwurf einige Berechtigung nicht absprechen. Da es aber unsere Absicht ist, hier — soweit als es der Titel des Kapitels erlaubt — zugleich auch das Material an die Hand zu geben, um den Wert der verschiedenen Hypothesen beurteilen zu können, und da dieser Abschnitt ferner die Kenntnis vermitteln soll über die Verbreitung der Ocellen bei den Insecten und über ihre Zahl bei einzelnen Arten, so wird man es begreiflich finden, daß einige der Autoren sehr eingehende Berücksichtigung fanden.

Wer sich ausführlich über Zahl und Vorkommen der Ocellen unterrichten will, den verweisen wir auf Marcel de Serres, auf Klug und auf Kolbe, deren Zusammenstellungen neuerdings durch Link einige Ergänzungen erfahren haben.

Als Réaumur im Jahre 1740 es unternahm, Näheres über die Funktion der Ocellen zu eruieren, war ihm der Weg, den er hierbei betrat, bereits von Hooke und Swammerdam vorgezeichnet. Diese beiden Forscher hatten es sich zur Aufgabe gemacht, die Natur der Facettenaugen als Lichtsinnesorgane klar zu stellen, und sie erreichten dies, indem sie das Benehmen der geblendeten Tiere beobachteten. Hooke (1665) eliminierte die Funktion des Facettenauges dadurch, daß er das Organ zerstörte, Swammerdam (1738) dadurch, daß er es mit Ölfarbe überstrich. Diese letztgenannte Methode machte sich nun Réaumur zu eigen, um die Bedeutung der Ocellen der Bienen zu erforschen.

Daß es sich bei diesen Gebilden um Lichtsinnesorgane handelte, nahm Réaumur von vornherein an. Seine Experimente hatten folgende Ergebnisse: Wurden einer Biene nur die Facettenaugen überstrichen, so erhob sie sich hoch in die Luft und flog davon. Wurden allein die Stirnaugen ausgeschaltet, so blieb sie in der Nähe, flog in den Büschen umher, ohne jedoch sich erheben oder ihren Stock finden zu können. Sie hatte das Direktionsvermögen verloren. Réaumur schließt hieraus: „Des expériences semblables à celles que j'ai faites sur les yeux à rézeau m'ont prouvé que les petits yeux des abeilles, les yeux lisses leur servent aussi à se conduire," p. 287.

Porterfield (1759) berührt in seinem zweibändigen Werk „A treatise on the eye" unsere Frage nicht.

G. Cuvier äußert sich in seinen „Leçons d'anatomie comparée" (1799) in Kürze über die Bedeutung der Ocellen (Vol. 2, p. 442). Er prüft die Experimente von Réaumur nach und findet hierbei: Wenn man einem Insect die Facettenaugen zuschmiert, so erhebt es sich senkrecht in die Höhe, eliminiert man auch die Funktion der Ocellen, so bleibt es ruhig sitzen. Weiter läßt er sich nicht über die Wirkungsweise der Ocellen aus. Eine andere Abhandlung von Cuvier, die möglicherweise darauf näher eingeht — sie ist betitelt „Mémoires sur la nutrition des Insectes" — war uns nicht zugänglich. Wir fanden sie auch nicht in dem Katalog der Pariser Nationalbibliothek erwähnt.

Die erste Abhandlung, die sich in eingehender Weise mit Bau und Funktion der Ocellen beschäftigt, verdanken wir Marcel de Serres (1813, englisch 1814, deutsch 1826). Er weist zunächst auf die Beziehungen hin, die zwischen der Lebensweise und der Ausbildung der Facettenaugen bestehen. Dann kommt er auf die „glatten Augen" zu sprechen. Für ihn sind diese ebenso wichtig wie die

Facettenaugen. „Beide Arten sind in ihrem Zweck gleich, bisweilen finden sie sich bei einem und demselben Individuo.“ Er läßt nun eine lange Aufzählung von Insecten folgen, die sowohl „glatte als zusammengesetzte Augen“ haben, und bespricht ihre Formen, Stellung und Anzahl. p. 15: „Alle Insekten (nur vollkommene), die Ocellen und Facettenaugen haben, bedürfen eines weiten Gesichtsfeldes, entweder weil sie hochfliegen und ihre Beute schon aus der Ferne sehen müssen, oder weil sie grosse Räume durchziehen, um einen sichern Weg zu wählen.“ Wir stellen fest, daß bereits de Serres hier eine Beziehung der Ocellen zur schnellen Fortbewegungsweise aufdeckt. Weiter unten geht er noch näher darauf ein. Versuche, die mit Bienen, Wespen und einigen Orthopteren angestellt wurden, ergaben: das Außerfunktionsetzen der Ocellen führt nicht zu Änderungen in dem Benehmen der Tiere, dagegen benehmen sich Insecten mit überstrichenen oder ausgestochenen Facettenaugen wie blind (gegen Réaumur). Diese Versuche lassen ihn vermuten, daß die beiderlei Augen sich in ihren Leistungen ergänzen: p. 80: „Glatte Augen dienen vielleicht nur zum Sehen von Gegenständen in nächster Nähe. Findet man beide, so scheinen die glatten von geringer Bedeutung.

So würden also, die oben und an der Seite des Kopfes gelegenen, bestimmt sein, das Insekt über alle äussere Gegenstände, die gerade in dieser Richtung liegen, zu belehren, dagegen sie das einfache mittlere Auge, das sich an der vorderen und mittleren Fläche befindet, mit den Gegenständen, die sie bei der Bewegung in gerader Linie anträfen, bekannt machte. Doch muß ich bemerken, daß die einfachen Seitenaugen in diesem Fall nur wenig hinter den zusammengesetzten Augen liegen, und dass das mittlere immer mehr, der dem Gang des Insekts in gerader Richtung entgegen stehender Hindernisse wegen, gerade nach vorn sieht. Bisweilen stehen aber die glatten Augen im Dreieck oben auf dem Kopf, ihr Nutzen kann dann nur darin bestehen, die über ihnen sich befindlichen Gegenstände zu erkennen. Wirklich bewegen diejenigen Insekten, die so gebaut sind, den Kopf so, dass sie sich der einfachen Augen bedienen können, um nach vorne zu sehen.“

Als Beispiel führt er Bienen, Wespen und *Mantis* an.

Auch Joh. Müller widmet in seiner vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes (1826) den Ocellen eine kurze Betrachtung. Er folgert aus der starken Refraktion „in den einfachen Augen der Gliedertiere“ einen „Mangel des genauen Sehens in die Ferne“ und ein „scharfes Gesicht in die Nähe“ (p. 333). „Versuche haben über

die Funktion des glatten Auges bei den Insekten nichts erwiesen. Vielleicht kann die Lage derselben unsere Schlüsse leiten."

Die Lage der vorderen Ocellen bei *Empusa*, *Locusta*, *Truxalis*, *Gryllus littatus* ... „Gryllen mit konischem Kopf (*Gryllus serrulatus*, *crenatus*, *lithoxyton* Klug, *Acheta* u. s. w.)" ... zeigt nach unten und weist darauf hin, dass sie nur die nächsten Dinge sehen. „Die einfachen Augen verhalten sich dann zu den zusammengesetzten Augen ganz so wie die Palpen zu den Antennen in Hinsicht des Gefühls. Den Larven fehlen die Antennen, ihnen bleiben zum Theil die Palpen; den Larven fehlen grösstentheils die zusammengesetzten Augen, ihnen bleiben zum Theil die einfachen." p. 334.

G. G. Treviranus (1828) ist von der Eigenschaft der Ocellen als Lichtsinnesorgane überzeugt, spricht ihnen aber keine große Bedeutung zu. p. 85: „Es ist hiernach" — nach seiner anatomischen Untersuchung — „ausser Zweifel, dass die einfachen Augen der Insekten wirklich Gesichtswerkzeuge sind. Aber wie sie als solche nützen, bleibt eine schwer zu beantwortende Frage. Ihre Funktion ist räthselhaft, nicht nur weil sie nur auf eine sehr geringe Entfernung wirken können, sondern auch, weil sie auf der oberen Seite des Kopfes liegen, wo sie ohne allen Schutz den blendenden Sonnenstrahlen ausgesetzt sind, und wo kein Wahrnehmen dessen, was das Insekt mit den Palpen der Fresswerkzeuge oder mit den Vorderfüssen betastet, durch sie gesehen werden kann. Ich sehe keine andere Möglichkeit zur Erklärung ihrer Wirkungsart, als bei der Voraussetzung, dass, ihrer Kleinheit ohngeachtet der Radius ihrer Wirkungssphäre doch gross genug für das Insekt ist, um bei niedergesenktem Kopf die gerade vor demselben liegenden Gegenstände unterscheiden zu können."

A. Dugès beschäftigt sich in zwei Abhandlungen (1830, 1838) mit den Ocellen, ohne aber auf deren Physiologie einzugehen. Er erwähnt nur flüchtig, daß *Mantis* auch ohne Ocellen gut sieht.

Eine sehr ausführliche Zusammenstellung über Zahl und Verbreitung der Ocellen verdanken wir Klug (1831). Auf ihre Bedeutung geht er nicht näher ein. Er bemerkt nur zum Schluß, „dass die Grösse der Seitenaugen auf das Vorkommen und die Zahl der Nebenaugen nirgends von Einfluss ist und am wenigsten ein solches Verhältniss stattfindet, dass vorzüglich da Nebenaugen vorhanden sein sollten, wo die Seitenaugen kleiner und weniger ausgebildet sind". p. 312.

G. Parson (1831) glaubt annehmen zu müssen, daß Augen ohne

Accommodation divergent sein müssen, und daß sich deren Sehfelder nicht decken dürfen. Den Ocellen spricht er nur sehr geringes Sehvermögen zu. p. 133: „The visual horizon of the simple eyes is certainly very small."

Brants (1838, 1840, 1843) findet es nicht vorstellbar, wie ein in seinen Teilen unbewegliches Auge sehen kann, da es stets nur auf eine Entfernung eingestellt ist. Aus diesem Grunde wendet er sich gegen die Müller'sche Theorie.

In einer späteren Arbeit (1843) sucht Brants dem „Glaskegel" der Ocellen Eigenschaften zuzuschreiben, die ihn befähigen, die Accommodation zu ersetzen. Da die ziemlich umfangreiche Abhandlung holländisch geschrieben ist, so mußten wir uns begnügen, uns mit seinen Ergebnissen vertraut zu machen. In welcher Weise er sich die Funktion des „Glaskegels" vorstellt, blieb uns vollständig verborgen.

Die von Brants hervorgehobenen Schwierigkeiten veranlaßten auch Dujardin (1847, 1867) zu einer geistreichen, aber, wie wir sehen werden, unzutreffenden Hypothese. Er sagt: die Linse ist konzentrisch geschichtet (?) und zwar in der Art, daß den verschiedenen Zonen eine verschiedene optische Dichte zukommt. Somit hat die Linse mehrere Brennpunkte, indem die Randstrahlen nur die äußerste Schicht durchsetzen, die der optischen Achse etwas näher gelegenen dagegen schon zwei Zonen durchdringen, von denen die eine einen abweichenden Brechungsexponent besitzt. Die beiden Strahlenbündel können somit keinen gemeinsamen Brennpunkt besitzen. Dies gilt in gleichem Maße, wenn wir weiter gegen die optische Achse hin fortschreiten. Somit wird von jedem Objekt eine Reihe von Bildern hintereinander entworfen, und wenn wir das Objekt von der Nähe bis in große Entfernung wandern lassen, ist damit die Möglichkeit gegeben, den Auffangeschirm, d. h. also die Retina, so anzubringen, daß zu jeder Zeit ein Bild des Objekts auf ihn fällt, ohne daß er seinen Ort verändert. Die gegenseitige Überlagerung der den verschiedenen Bildern zugeordneten Strahlenbündel soll die Schärfe des Bildes wenig beeinflussen. Wir führen hier sein Endergebnis im Wortlaut an: „C'est que, au lieu d'avoir, comme une lentille sphérique un seul foyer principal pour les rayons parallèles, ces lentilles en ont autant qu'on peut supposer de zones dans leur surfaces de telle sorte que, quelle que soit la distance d'un objet extérieur, les rayons qui en émanent rencontrent dans l'œil de l'Araignée ou dans le stem-

mate de l'Insecte une zone susceptible de les réfracter, de manière à donner encore une image distincte." p. 107.

Gegen diese Hypothese nimmt Pappenheim (1847) Stellung, ohne aber das Wesentliche zu treffen.

1851 schreibt Barth in der Bienen-Zeitung kurze Aufsätze über Anatomie und Physiologie der Bienen. Bringt er Drohnen in ein Zimmer, so fliegen sie sofort dem Fenster zu. „Wenn man ihr aber die drei Augen in der Mitte des Gesichtes fest mit Buchdruckerschwärze überstreicht, dann bleibt sie scheu auf der Hand sitzen bei den Wendungen des Armes zufällig gegen das Licht des Fensters, und auch von ihm weg, fliegt bei Beunruhigung zwar auf, allein gerade in die Höhe, irrt herum und hängt sich, wo sie hintrifft, an, oder fällt zu Boden; kurz sie ist blind." p. 13.

Bergmann u. Leuckart (1852) schließen sich eng an die Ausführungen von J. Müller an. Wir lesen hier p. 492:

„Bei der starken Convexität der durchsichtigen Medien in diesen einfachen Augen muss die Brechung des Lichtes nothwendig sehr bedeutend seyn. Dieser Umstand, sowie die Kleinheit der Augen, lassen vermuthen, was auch die Beobachtung zu beweisen scheint, dass dieselben für genaues Sehen in die Ferne nicht brauchbar sind. Die einfachen Augen der Arthropoden sind myopisch."

Weiter führen sie aus, daß besondere Schwierigkeiten bestehen würden, falls dieselben Objekte gleichzeitig von dem Facettenauge und den Ocellen gesehen würden. „In den einen werden die Objekte umgekehrt, in den anderen bleiben sie aufrecht. — Es ist indessen wahrscheinlich, dass ein solches widersprechendes Verhältniss niemals eintritt. Mögen die Gesichtsfelder der zusammengesetzten und einfachen Augen sich auch immerhin kreuzen oder decken, bei der Kurzsichtigkeit der letzteren werden die entfernteren Gegenstände, die in dem gemeinsamen Raume des Gesichtsfeldes liegen, doch nur von den ersteren wahrgenommen werden. Nur die nächsten Objekte werden von den einfachen Augen gesehen werden, und dann auch gewiss nur solche, die nicht in dem Gesichtsfeld der zusammengesetzten Augen liegen. Und dass dem wirklich so sey, dafür bürgt uns die Divergenz, die wir, wenn auch in verschiedenem Grade (vielleicht entsprechend einer verschiedenen Kurzsichtigkeit), doch gewiss überall zwischen den Achsen der einfachen und zusammengesetzten Augen wahrnehmen." p. 492/3.

Dönhoff (1855) ist der Ansicht, daß die Sehfelder der Facettenaugen sich erst in einiger Entfernung vom Kopfe überlagern. Es

bleibt also ein im Querschnitt dreieckiger Raum in nächster Nähe des Kopfes, in dem Objekte nicht von den Facettenaugen gesehen werden können. Hier sollen nun die Ocellen Ersatz bieten. Damit aber die Erregungen beider Augenarten nicht miteinander in Kollission kommen können, müssen die Ocellen — so meint Dönhoff — so kurzsichtig sein, daß sie nicht über das ihnen allein zugeteilte Gebiet hinaussehen können.

1865 veröffentlichte Schönfeld die Ergebnisse seiner Experimente, die er an Bienen angestellt hatte. Seine wichtigsten Resultate stellen eine Bestätigung der Angaben von Réaumur insofern dar, als auch er findet, daß ein alleiniges Ausschalten der Ocellen bereits einen deutlichen desorientierenden Effekt hat. Im Zimmer fliegen derartig behandelte Tiere nicht mehr gegen das Fenster, während sie dies noch tun, wenn die Facettenaugen allein überklebt worden sind. Werden beide Arten von Augen eliminiert, so bleiben die Versuchstiere ruhig sitzen. Auf Grund dieser Experimente, zum Teil auch auf Grund theoretischer Erwägungen kommt er zu dem Schluß (p. 89): „Dass die einfachen Augen zum Sehen in der Nähe untauglich sind, geht schon aus ihrer äusseren Stellung auf der Höhe der Stirn deutlich hervor.“ Aus seinen Versuchen „erweist es sich aber klar, dass die Biene nur mit den einfachen Augen in die Ferne sieht. Daraus folgt aber unbestreitbar der Lehrsatz: die brechenden Medien der einfachen Augen brechen das Licht schwächer, als die brechenden Medien der zusammengesetzten Augen“. p. 90. Auf derselben Seite fährt er fort: „Es bleibt uns daher ... nichts übrig, als die Annahme, dass beide Augen der Biene ein verschiedenes Sehfeld haben. Ich meine, sie haben sich gegenseitig in der Art zu ergänzen, dass, wo das Sehfeld der einfachen Augen aufhört, das der zusammengesetzten beginnt, dass, wo jene nichts mehr sehen, diese ihre Thätigkeit eröffnen. Sieht demnach die Biene mit ihren einfachen Augen in die Ferne und nur bei Sonnenlicht, so sieht sie mit den zusammengesetzten in der Dämmerung und in der Nähe.“

Lowne (1878) wurde durch seine anatomischen Untersuchungen an den Ocellen von *Eristalis* zu der Ansicht geführt, daß die geringe Zahl der recipierenden Elemente in den Ocellen ein deutliches Sehen ausschließen. Er kommt daher zu dem Schluß: „I strongly suspect that the function of the ocelli is the perception of the intensity and

the direction of light, rather than vision in the ordinary acceptation of the term." p. 578.

Im Jahre 1878 publizierte Forel seine erste Untersuchung über diesen Gegenstand. In größeren Zwischenräumen folgten die Fortsetzungen dieser Studien (1886, 1887, 1900). Im Jahre 1910 erschienen seine Arbeiten zusammengefaßt in Buchform und ins Deutsche übersetzt, nachdem 1908 bereits eine solche Sammlung in englischer Sprache herausgekommen war. Das erwähnte, von M. Semon übersetzte Buch ist dieser Besprechung zugrunde gelegt.

(1878) Forel stellte zunächst fest, daß Exstirpation oder Überkleben der Ocellen bei Hymenopteren ohne erkennbaren Erfolg ist (gegen Réaumur). Schaltete er die Facettenaugen aus, so benahmen sich die operierten Tiere (Dipteren, Maikäfer, *Noctua gamma*) wie vollständig blind. Sie flogen unregelmäßig auf und ab, hin und her, rannten überall an und fielen zu Boden. Wurden sie öfter zum Fliegen genötigt, so erhoben sie sich schließlich in mehr oder weniger ausgesprochenen Spiralwindungen in die Höhe und entschwanden dem Auge des Beobachters. Dieses Emporfliegen erweist sich als unabhängig von der Funktion der Ocellen (gegen Cuvier), da es auch auftritt bei Tieren, denen die Ocellen verklebt sind, und auch bei solchen, denen überhaupt keine Ocellen zukommen. Da diese Unabhängigkeit von der Funktion der Ocellen durch die Arbeiten von Plateau bestätigt wird, so fällt für uns die Aufgabe hinweg, uns mit dieser Frage näher zu befassen.

In der 3. Studie (1886) kommt Forel auf die Bedeutung der Ocellen zu sprechen. p. 33 sagt er: „Die Nützlichkeit der Stirn-Ocellen für Insecten, die mit Facettenaugen versehen sind, ist mir heute noch ein Rätsel."

In derselben Abhandlung spricht er sich jedoch in der Zusammenfassung positiver über diese Frage aus:

p. 43: „Die Ocellen stellen ein sehr unvollkommenes Sehorgan dar und dürften bei Insekten mit Facettenaugen nur akzessorische Bedeutung haben. Immerhin ist es möglich, dass sie dem Betrachten sehr naher Gegenstände in einer dunkeln Umgebung dienen; die Tatsache, dass sie besonders stark bei solchen fliegenden Insekten entwickelt sind, die komplizierte, dunkle Nester bewohnen, scheint mir darauf hinzudeuten. Die Ocellen wären dann als eine gewisse Ergänzung des Riechorgans anzusehen."

An dieser Auffassung hält Forel später in seiner 4. Studie fest. Er schreibt hier: „Frontal-Ocellen. Noch ein letztes

Wort über diese Organe: Nach reiflichem Nachdenken bin ich zu dem Schluss gekommen, dass sie solchen Insekten, die im übrigen ein gutes Sehvermögen durch Facettenaugen haben, dazu dienen, in einer relativ dunklen Umgebung das Licht sowie auch nahe von ihnen stattfindende Bewegungen zu unterscheiden" (p. 78).

Schließlich kommt Forel in seiner 9. Studie nochmal auf die Ocellen zurück. Wir müssen auch diese Stelle berücksichtigen, weil er hier seine Ansicht noch etwas mehr präzisiert und zwar in solcher Weise, daß sie nun der von Kolbe, Hesse und Link vertretenen direkt widerstreitet. Er sagt: „Ich selbst hatte aus meinen ersten Experimenten den Schluss gezogen, dass die Ocellen beim Sehen der mit Facettenaugen versehenen Insekten nur eine untergeordnete Rolle spielen. Ich hätte sagen sollen: beim S e h e n i m F l u g e" (vom Verf. selbst hervorgehoben). p. 176.

Kurz vorher äußert er sich ganz allgemein: „Kurz und gut, die Ocellen müssen eine Existenzberechtigung haben und ihre Besitzer müssen sich auf ihre Anwendung verstehen." Insoweit stimmt Forel mit Kolbe, Hesse und Link überein.

Die weitgehendsten Auseinandersetzungen in dieser Frage hatte Forel mit Plateau, dessen erste Arbeit in Gestalt einer vorläufigen Mitteilung im Jahre 1885 erschien. Bald folgten weitere Untersuchungen nach. In der ersten Arbeit kommt Plateau auf Grund einiger Experimente zu dem provisorischen Schluß, daß bei den Insecten, die mit Facettenaugen ausgestattet sind, den Ocellen eine so geringe Bedeutung im Leben zukommt, daß die Organe als in ihrer Funktion rudimentär aufgefaßt werden dürfen.

Im Jahre 1888 verbreitet sich Plateau eingehender über diesen Gegenstand. Er hatte mit Insecten der verschiedensten Gruppen experimentiert. Da er sich überzeugte, daß das Überstreichen der Augen keine Garantie bietet für ein sicheres Außerfunktionsetzen, so begnügte er sich nicht damit, die Augen mit alter, schwarzer Ölfarbe zu überziehen, sondern er stellte auch Kontrollversuche mit Tieren an, denen er die Sehnerven durchschnitten hatte.

Zunächst stellte er fest, daß der Flug vertikal nach oben, wie er schon von Réaumur an Insecten mit überstrichenen Facettenaugen beobachtet wurde, nicht als durch die Funktion der Ocellen bedingt angesehen werden darf. Denn vollständig geblendete Tiere zeigen genau das gleiche Verhalten. — Diese Beobachtung war bereits vorher von Forel gemacht worden. — Experimente an *Gryllotalpa vulgaris* lassen ihn annehmen, „que les ocelles frontaux

peuvent servir à la distinction entre la lumière et l'obscurité", p. 76, 1888.

Eine Reihe von Versuchen, die sowohl im Freien als auch im Zimmer angestellt wurden, zeigen, daß Ausschalten der Facettenaugen gleichbedeutend ist mit völligem Blenden, daß dagegen Ausschalten der Ocellen keine Änderung im Benehmen der Tiere hervorruft (gegen Réaumur und Schönfeld).

Die Ocellen allein vermögen die Insecten nicht nach dem Licht hinzuleiten. Dies geht aus den Experimenten, die im Zimmer bei seitlicher Beleuchtung gemacht wurden, hervor.

Plateau kommt daher zu dem Schluß, „que chez les Insectes diurnes, les ocelles n'ont plus aucun usage". p. 84. Und weiter beweisen ihm verschiedene Versuche, „que les Insectes, qui n'ont plus à leur service que les ocelles frontaux seuls ne perçoivent même pas les mouvements des objets rapprochés". p. 85.

Der Ansicht Forel's, daß die Ocellen im Dämmerlicht eine Rolle spielen sollen, kann Plateau nicht beipflichten. Er beobachtet, daß ihnen im gedämpften Lichte ebensowenig eine Bedeutung zukommt wie im Tageslicht: „J'étais donc arrivé à cette conviction que, dans leurs retraites sombres, les Hyménoptères utilisent d'autres sens que le sens visuel, l'odorat et le toucher probablement." p. 87. 1888.

Ein Referat der Plateau'schen Arbeiten gibt Tiebe, in: Biol. Ctrlbl., 1889/90.

V. Graber, der sich selbst mit der Anatomie und Histologie der Ocellen näher beschäftigt hat (1880), äußert sich auch schon in seinem Lehrbuch: „Die Insekten" (1877) über deren Bedeutung. Er sagt in Vol. 1, p. 287:

„Das Nebeneinander Vorkommen von zusammengesetzten und einfachen Augen bei den meisten Insekten muss schon a priori in uns die Ansicht erwecken, dass beiderlei Organe eine verschiedene, aber sich gegenseitig ergänzende Aufgabe haben. Und das ist in der That ein köstliches Verhältnis."

Nach Bemerkungen, daß die dem Fernsehen dienenden Facettenaugen nicht Gegenstände aus nächster Nähe erkennen könnten, fährt er fort: „Diesen Fehler gleichen nun eben die als Hilfsorgan beigesellten Punktaugen aus. Dass aber die Scheitelaugen wirklich vorzugsweise zum Nahsehen dienen, beweist einmal die starke Krümmung ihrer Chitinlinse, noch schlagender aber der Umstand, dass sie vorzugsweise bei solchen Kerbtieren vorkommen, deren ganzer Wirkungskreis, wie ja schon aus der Unvollkommenheit ihres

lokomotorischen Apparates hervorgeht, ein überaus enggezogener ist" (Graber meint hier Insecten oder Larven, die nur Ocellen besitzen).

„Und so stehen denn die Insekten, diese Muster-, um nicht zu sagen Wunderwerke organischer Bildung, auch hinsichtlich des vornehmsten Orientierungsapparates ganz einzig da: Es malt sich in ihren tausendfältigen Netzaugen und zwar mit unendlicher Schärfe und Präcision in weitem Umkreise die äußere Welt ab; mit ihren lupenartigen Kleinaugen nehmen sie aber gleichzeitig das geringste Stäubchen wahr, das unmittelbar vor ihren Füssen liegt."

Notthaft (1881) sieht in den Ocellen Organe von nur untergeordneter Bedeutung; p. 85 spricht er von dem „sicherlich kurzsichtigen Stemma", das für die Orientierung während des Fliegens „nicht in Betracht" käme, und p. 112 hebt er die Inferiorität der Linsenaugen ohne Accommodation hervor; als Beispiel führt er an „die Stemmata der Arthropoden", die „nur für eine einzige ganz bestimmte Sehweite" eingerichtet sind.

Ein Referat dieser Abhandlung geben Focke u. Lemmermann in der Naturw. Wochenschrift 1890 und in den Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen.

Erkennt schon Notthaft den Ocellen nur einen geringen Wert zu, so geht Carrière (1885, 1886) so weit, ihren Charakter als Lichtsinnesorgane ganz in Frage zu stellen. Er findet, daß die sog. Ocellen der Acridier, Grylliden und Blattiden überhaupt nicht als Sehorgane angesprochen werden dürfen, da sie kein Pigment und keine lichtbrechenden Apparate besitzen. Dagegen betont er ihre Ähnlichkeit mit den Knospenorganen der Wirbeltiere.

In seinem 1885 erschienenen Buche erkennt er sie zwar noch als Sehorgane an, doch spricht er ihnen keine große Bedeutung zu. p. 191 schreibt er: „Da sich nur bei einigen weniger hochstehenden Insekten (Poduriden, *Aptera parasitica*, Puliciden) allein Ocellen finden, bei fast allen anderen kleine Ocellen zwischen grossen Fächeraugen, so könnte man wohl in letzterem Falle die Napfaugen mit Hinsicht auf ihre durch verschiedene Umstände verringerte Leistungsfähigkeit als rudimentäre Organe bezeichnen."

Eine Arbeit von Poletajew (1884) konnten wir nicht berücksichtigen, da sie russisch geschrieben und in den sehr kurzen Referaten, die darüber existieren, nichts enthalten ist, was auf unsere Frage Bezug hat.

Eine längere Auseinandersetzung widmet J. Lubbock (1889) unserem Problem. Nachdem er einen kurzen Überblick über die

verschiedenen Meinungen gegeben und da und dort einige kritische Bemerkungen angefügt hat, leitet er seine eigene Auffassung mit dem Geständnis ein: „Die Bedeutung der Nebenaugen ist wirklich ein grosses Räthsel, wenigstens wenn neben ihnen noch zusammengesetzte vorhanden sind.“ p. 181. Dass sie rudimentär oder nutzlos sind, scheint ihm nicht glaubhaft. Er findet schließlich die Ansicht von Forel (zum erstenmal von Treviranus ausgesprochen) am annehmbarsten: „Alles in allem scheint daher vielleicht die Ansicht die grösste Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, welche annimmt, dass, bei den Insekten wenigstens, die Nebenaugen dem Sehen im Dunkeln und aus der Nähe dienen.“ p. 184. Die Gründe für diese Auffassung sind dieselben, die Forel anführt.

Einen wesentlichen Fortschritt bedeuten die Erwägungen, die Kolbe (1893) diesem Thema widmet. Er baut die glückliche Idee von Marcel de Serres weiter aus, indem er sie durch das Zusammenstellen von neuen, hierfür wichtigen Tatsachen auf eine festere Basis stellt:

„Die zahlreichen, gern fliegenden Insekten stellen das grösste Contingent der mit Stirnaugen versehenen Arten, z. B. die zahlreichen Hymenopteren, die grosse Mehrzahl der Dipteren, viele Lepidopteren (ausser den Tagschmetterlingen u. a.), die meisten Trichopteren und alle Wasserjungfern (Odonaten). Diese Tatsache spricht für eine verschiedene Verwendung der Stirnaugen und der Seitenaugen. Die nicht oder wenig fliegenden, also mehr an den Ort gebundenen, gewöhnlich am Boden sich aufhaltenden Insekten haben nur nötig, in einem kleinen Umkreise zu sehen; es genügen ihnen hierzu wohl die Seitenaugen. Die schnell fliegenden Insekten müssen befähigt sein, in die Ferne zu blicken; es sind namentlich solche, welche sich bei Tage versteckt halten und Abends dem helleren Ausgange zustreben, z. B. die Nachtschmetterlinge, oder zielbewußt blumenbesuchende Insekten, z. B. zahlreiche Hymenopteren und Dipteren (nicht die der Ocellen ermangelnden Tipuliden) und einige Käfer; ferner die nach Beute jagenden Insekten, vornehmlich die Odonaten. Die kaum zielbewußt umherflatternden Tagschmetterlinge besitzen keine Stirnaugen, auch nicht die Sphingiden, die mehr vom Geruche geleitet Abends die Blumen aufsuchen. Den über dem Wasserspiegel tanzend flatternden Leptoceriden (Ordnung Trichoptera) fehlen die Stirnaugen, nicht aber den von einem Platze zum anderen fliegenden Limnophiliden, Phryganeiden, Hydropsychiden, die zu derselben Ordnung gehören“ (p. 171, 177).

Und weiter auf p. 478 führt Kolbe aus: „Zum Unterscheiden von Formen dienen indes die Stirnaugen wahrscheinlich in keinem Falle, schon deswegen nicht, weil sie hoch oben auf dem Kopfe in der Stirn- oder Scheitelgegend sitzen, also wenig Gelegenheit haben, Gegenstände zu sehen, wohl aber das Licht des Himmelsraumes zu erspähen. Allein zu diesem Zwecke sind sie auch verhältnismässig gross und hochgewölbt, so dass der Helligkeitsgrad völlig erkannt werden kann".

Smalian (1894) referiert die Arbeiten von Forel und Plateau, kann sich jedoch Plateau in seinen Schlußfolgerungen nicht anschließen. Für ihn ist die Frage nach der Funktion der Ocellen noch ganz ungeklärt: „Über die Bedeutung der einfachen Augen der Insekten, also auch der Ameisen, wissen wir absolut nichts Sicheres." p. 5.

Gerade der entgegengesetzten Ansicht huldigt Rotschütz (1892), nach dem die Stirnaugen für Sehen in größere Entfernungen, die Facettenaugen für Sehen in der Nähe bestimmt sind. Derselben Ansicht ist Bessler (1887). Dagegen schreibt Krancher (1902) in seinem „Kleinen Lexikon der Bienenzucht und Bienenkunde" den Ocellen Kurzsichtigkeit, den Facettenaugen Fernsichtigkeit zu. v. Goeken (1903) hält die Ansichten dieser Bienenzüchter einander gegenüber und wirft nun die Frage auf: „Was ist richtig?" — Soweit uns die eben erwähnten Abhandlungen nicht zugänglich waren, sind wir dem Referat v. Goeken's gefolgt. —

Wir fügen hier eine Reihe von Autoren ein, die sich über diese Frage geäußert haben, meist jedoch ohne versucht zu haben, ihre Ansicht irgendwie näher zu begründen. Es sind durchweg Bienenzüchter, die sich zum Teil auf die Auffassungen anderer stützen. Nicht alle Abhandlungen waren uns im Original zugänglich (s. Lit.-Verz.).

Schmidt u. Kleine (1865) bescheiden sich mit dem Hinweis, daß die Funktion der Ocellen noch nicht genügsam bekannt ist. Berrich (1870) sagt dagegen in seinem Werkchen „Die Biene und der Gottesleugner", daß bekanntlich die 3 Stirnaugen der Biene gegeben sind, damit sie damit in die Nähe sähe, während die Facettenaugen dem Fernsehen dienen. Das „bekanntlich" bezieht sich jedenfalls auf die Kenntnis der Auffassung von J. Müller.

Auf ihn beruft sich auch Bach (1878) in seinen „Studien und Lesefrüchte aus dem Buche der Natur".

Packard (1898) äußert sich in seinem „Text-Book of Entomology" nur ganz kurz über die Bedeutung der Ocellen. p. 256 sagt er: „On

the whole, we are rather inclined to agree with Lubbock and Forel, that the ocelli are useful in dark places and for near vision."

Durch den Aufsatz von v. Goeken wurde v. Buttel-Reepen im Jahre 1903 veranlaßt, seine Ausführungen, die er in „Die stammesgeschichtliche Entstehung usw." bereits veröffentlicht hatte, in ähnlicher Form nochmal in dem Bienenwirtsch. Ctrbl. wiederzugeben. Hier lesen wir auf der zweiten Seite der Publikation: „Wir dürfen daher wohl schliessen, dass die Seitenaugen erst recht keine Dienste im dunklen Stockinnern [gemeint ist im Bienenstock] leisten werden, und treten hier möglicherweise die drei kleinen Stirnaugen in Funktion, wenn die Bienen überhaupt der Augen im Innern des Stockes bedürfen, was ja zweifelhaft erscheint, da man konstatieren kann, dass die Bienen auch in absoluter Finsternis alle Geschäfte des Haushaltes anscheinend in unveränderter Weise fortsetzen."

Weiter unten spricht er sich dann doch entschiedener in dieser Frage aus: „Wir können", — fährt er fort — „einen Beleg für das Funktionieren der Stirnaugen im Dämmern schon mit grosser Wahrscheinlichkeit darin finden, dass unsere Tagschmetterlinge keine Stirnaugen besitzen, während alle Nachtschmetterlinge sie aufweisen."

Und weiter auf der dritten Seite sagt er: „Wir können auf Grund des Augenbaues den Schluss wagen, dass das Sehvermögen wahrscheinlich nur die nächste Nähe (d. h. vielleicht nur wenige Zentimeter) umfasst. Auch kommt ein scharfes Sehen der Formen und Einzelheiten an den Objekten wohl nicht in Betracht, sondern aller Wahrscheinlichkeit nach nur das Sehen von sich bewegenden sehr nahen Objekten, die sich daher nur ganz im groben im Augenbilde darstellen mögen."

Da ihm die Versuchsergebnisse von Schönfeld sehr erstaunlich schienen, wiederholte er dessen Experimente unter Assistenz mehrerer anderer Herren. Das Ergebnis war entgegengesetzt. Er stellte fest, „dass Bienen, deren Ocellen mit schwarzem Lack überstrichen waren, nach wie vor auf Licht reagierten und dem breiten sonnenbeschienenen Fenster (Mittags 12—1 Uhr) aus einer Entfernung von ca. $1^1/_2$ m trotz entgegengestellter Hindernisse zustrebten. Wurden die Seitenaugen lackiert und die Stirnaugen freigelassen, so fand auf dem Versuchstische ($1^1/_2$ m vom Fenster) keinerlei Reaktion auf Licht statt". p. 95, 1903 a.

Pütter (1908) geht nicht näher auf die Bedeutung der Ocellen ein. Er erwähnt nur p. 318: „Kleine Linsenaugen, wie sie in

den Stemmata der Insekten und im Spinnenauge vorkommen, stellen sehr minderwertige Sehwerkzeuge dar."

Schließlich hat auch Hesse und dessen Schüler Link im Anschluß an weitgehende anatomisch-histologische Studien zu dem Problem Stellung genommen. Wir zitieren hier ausführlich, denn es handelt sich für beide Autoren darum, möglichst schlagende Beispiele für die zum erstenmal von Marcel de Serres ausgesprochene und später von Kolbe weiter ausgebaute Hypothese zu gewinnen. Die Zusammenstellung der entsprechenden Tatsachen scheint uns aber wichtig genug, um sie in extenso wiederzugeben.

In seinen Untersuchungen über die Ocellen geht Hesse (1901) zunächst noch wenig auf die Frage nach deren Bedeutung ein. Erst in der separat erschienenen Abhandlung „Das Sehen der niederen Tiere" (1908) spricht er sich eingehender hierüber aus.

p. 41 lesen wir: „Sehr strittig ist aber die Frage, ob die Stirnocellen neben den Facettenaugen eine funktionelle Bedeutung haben, und welcher Art diese sein könnte. — Wer den Bau der Stirnocellen kennt, der kann sie unmöglich für rudimentäre Organe ansehen; denn sie zeigen eine so überaus grosse Mannigfaltigkeit in ihren Einrichtungen, dass man mit Notwendigkeit zu der Auffassung gedrängt wird, sie seien in jedem Fall an bestimmte Bedingungen angepasst. Allerdings spricht schon die viel geringere Zahl der Sehzellen gegenüber den Facettenaugen dafür, dass sie in ihrer Bedeutung hinter diesen weit zurücktreten.

Es gibt viele Insekten, denen Stirnocellen fehlen; aber gerade die Auswahl derer, bei denen sie vorkommen, spricht für ihre funktionelle Bedeutung." Die Auswahl, die Hesse nun folgen läßt, findet sich auch in seinem letzten Werk wieder. Wir werden sie weiter unten kennen lernen. Hier beschränkt er sich in der Hauptsache auf diesen Hinweis. Er zeigt, daß den Ocellen eine Funktion von Bedeutung zukommen muß, läßt aber die Frage nach dem Charakter dieser Funktion offen.

Er schreibt auf p. 43: „Das alles gibt uns aber zunächst nur den einen Anhaltspunkt, dass Stirnocelle und Facettenaugen einander ergänzen, aber keine Auskunft darüber, wie beide nebeneinander arbeiten. An eine Ergänzung der Sehfelder ist nicht zu denken; denn gerade nach der Stirnseite zu ist eine Lücke in den Sehfeldern der Facettenaugen meist nicht vorhanden." Dann wendet er sich gegen die Ansicht Forel's. Gegen eine spezifische Anpassung an

das Dämmerlicht spricht für ihn das Vorkommen der Ocellen bei Fliegen und Libellen.

„Doch eine andere Erwägung zwingt mich" — so lesen wir p. 43 — „ihm darin Recht zu geben, dass Ocelle für Sehen in schwachem Licht geeigneter sind als Facettenaugen, wenigstens soweit diese nicht für Superpositionsbilder eingerichtet sind: das ist ihre grössere Lichtstärke. In den Ocellen werden durch die viel grössere Linse auf eine Sehzelle weit zahlreichere Strahlen von einem leuchtenden Punkt vereinigt, als bei einem Appositionsauge durch die kleine Cornealinse zum Rhabdom des betreffenden Facettengliedes gelangen."

Ähnliche Ideen äußert Hesse auch in dem Werk: Hesse u. Doflein „Tierbau und Tierleben" Doch finden wir hier noch eine neue Auffassungsmöglichkeit angeführt. Zunächst wiederholt er: „Die Linse der Stirnocellen ist viel größer als die Linse eines Augenkeils; sie ist daher viel lichtstärker" (Vol. I, p. 701).

In Folgendem gibt er uns die oben erwähnte Zusammenstellung von Tatsachen, die einen Zusammenhang zwischen Fortbewegungsgeschwindigkeit und der Existenz von Ocellen außer Zweifel setzen.

(p. 701—702.) „Es scheint, dass die Stirnocelle ganz besondere Funktionen haben, die nicht bei allen Insekten notwendig dieselben zu sein brauchen. Der besondere Bau dieser Organe bei den Libellen und vielen Fliegen . . . zeigt uns, daß sie hier wohl für das Entfernungssehen von Wichtigkeit sind. Bei anderen stehen sie offenbar in enger Beziehung zur Flugbewegung; wenn nämlich in Gruppen, wo im allgemeinen Stirnocelle vorhanden sind, bei einer und derselben Art geflügelte und ungeflügelte Individuen vorkommen, so besitzt das geflügelte Tier Stirnocelle, dem ungeflügelten fehlen sie. Die ungeflügelten Männchen des Feigeninsekts (*Blastophaga grossorum* Grav.) und die ungeflügelten Weibchen der Bienenameise (*Mutilla*) haben keine Stirnocelle, das geflügelte Geschlecht dagegen besitzt solche; die geflügelten Geschlechtstiere der Ameisen besitzen Stirnocelle, den flügellosen Arbeitern fehlen sie; die ungeflügelten Generationen der Blattläuse sind ohne, die geflügelten Generationen derselben Art mit Stirnocellen. Am nächsten liegt wohl die Annahme, dass die Flieger diese Organe zur Orientierung beim Flug, zur Erhaltung der richtigen Körperhaltung brauchen, wie ja auch Tintenfische, deren Statocysten außer Funktion gesetzt sind, mit Hilfe ihrer Augen sich in der rechten Lage erhalten, und erst zu rollen beginnen, wenn sie auch geblendet sind. Die schräg nach oben und seitlich gerichteten seitlichen Stirnocelle empfangen bei

richtiger Haltung in gleicher Weise helles Licht vom Himmel; bei Schrägstellung des Körpers wird aber der eine von ihnen gegen den Horizont gerichtet sein, also weit weniger Licht erhalten. Bei hellem Tage mögen wohl die Facettenaugen in gleicher Weise wirken, bei Dämmerung aber sind dazu nur die Superpositionsaugen fähig, für Appositionsaugen reicht das Licht nicht aus."

Noch eingehender ist die Darstellung von Link, dem wir ausgedehnte Untersuchungen über Ocellen verdanken. In der Hauptsache lehnt er sich an die Hypothesen von Kolbe und Hesse an. Er fügt seinen Untersuchungen noch Experimente an Drohnen und *Aeschna* an, die ihm Resultate ergeben, welche von denen, die Forel, Plateau und v. Buttel-Reepen gewonnen haben, abweichen. Doch wagt er auf Grund seiner eigenen Experimente noch kein abschließendes Urteil in dieser Richtung.

Er schreibt über die Bedeutung der Ocellen:

(p. 369 u. f.) „Die Deutung ihrer Funktion ist freilich durch das zum Teil sehr unregelmässige Vorkommen der Stirnaugen bei einzelnen Familien sehr erschwert; diese braucht jedoch keineswegs eine einheitliche zu sein; vielmehr scheinen die Ocelle, insbesondere bei den höher entwickelten Insecten, mannigfachen Bedingungen angepasst zu sein. — — — Mit Rücksicht auf die Orthopteren möchte ich die Ansicht Kolbe's modifizieren und den Satz aufstellen: die Stirnaugen haben eine funktionelle Bedeutung bei der raschen Bewegung der Tiere, sei es beim Fliegen oder auch beim Springen. Denn nicht nur die geflügelten Formen besitzen Ocelle, sondern auch diejenigen ungeflügelten, die lebhaft zu springen vermögen. So hat das Männchen von *Nemobius* nur ganz kurze Flügelstummel; wie man sich beim Fangen der Tiere leicht überzeugen kann, können sie sehr energisch springen. Ebenso verhalten sich manche Heuschrecken, wie z. B. *Thamnotrizon*, wo beide Geschlechter rückgebildete Flügel haben. Trotzdem kann man im Bau der Stirnaugen keinen Unterschied gegenüber den geflügelten Arten erkennen. Bei den Mantiden tritt das Verhältnis der Stirnaugen zu der Bewegungsfähigkeit der Tiere klar zutage. Die männlichen Tiere, die bei beiden Arten mit Flügeln ausgestattet sind, haben hochentwickelte Stirnaugen. Die Weibchen von *Ameles* haben nur Flügelstummel; sie haben daher auch stark rückgebildete Ocelle. Da sie nach den Angaben Tümpel's zum Springen befähigt sein sollen, so dürfte den Ocellen noch eine geringe Bedeutung zukommen. Die Weibchen von *Mantis* besitzen zwar Flügel, aber sie machen mit

ihrer Hilfe im Vergleich mit den viel lebhafteren Männchen nur unbedeutende Sprünge, so dass auch hier die geringe Ausbildung der Ocelle ihre Erklärung findet. Noch einleuchtender liegen die Verhältnisse bei *Orphania*. Die Männchen haben bei dieser Art kurze, nur noch zur Tonerzeugung verwendete Flügel. Wie man bei dem Fangen der Tiere feststellen kann, vermögen sie nicht mehr zu springen, sondern schreiten bei der Annäherung eines Feindes mit allen 3 Beinpaaren rüstig in das hohe Gras oder Getreide, um sich zu verbergen. Dass die Rückbildung der Ocelle bei *Orphania* nicht mit dem Fehlen der Flügel allein zusammenhängt, beweist *Thamnotrizon*. Man kann sie also nur darauf zurückführen, dass die Ocelle bei dem Mangel einer raschen Bewegung entbehrlich geworden sind. Damit würde auch das Vorkommen von Stirnaugen bei *Machilis* und den Poduren seine Erklärung finden, die ja nicht zu den fliegenden Insecten gehören, wohl aber lebhaft springen. Gegen diese Ansicht könnte man das Vorkommen von Ocellen bei *Periplaneta* anführen, da diese Art im weiblichen Geschlecht wenigstens nicht fliegt und auch nicht springt; dabei ist jedoch zu bedenken, dass diese Tiere sehr behende Läufer sind und dass die freilebenden Blattiden (*Ectobia*) auch sehr rasch fliegen."

„Nach dieser Erkenntnis erhebt sich die weitere Frage, wie man sich die Wirkung der Ocelle vorzustellen hat. Dabei soll zuerst ihre Lagerung am Kopfe erwähnt werden. Bei der Dreizahl ist das unpaare stets nach vorn, die paarigen dagegen mehr oder weniger scharf nach den Seiten gerichtet. Aus diesen Lagebeziehungen kann man schon schliessen, dass die Ocelle eine Bedeutung für die Orientierung der Tiere haben. Eine Ergänzung des Sehfeldes der Facettenaugen durch die Ocelle, wie schon vermutet wurde, kann nicht in Betracht kommen, denn die facettierten Augen sind vielfach nach den Seiten gerichtet, wie z. B. bei den Locustiden, so dass mindestens die paarigen Ocelle unnötig wären. Ebenso erscheint wenigstens für die Orthopteren, eine Bedeutung der Ocelle für das Sehen in schwachem Licht, wie Forel meint, unwahrscheinlich. Denn viele von ihnen, wie die Acridier, sind auf ein Sehen im Dunkeln gar nicht angewiesen; zudem würde sich die Verschiedenheit bei *Mantis* und *Ameles*, ebenso bei *Orphania*, keineswegs erklären lassen. So muss man denn die Wirkung der Ocelle bei der raschen Bewegung und ihre Vorzüge den facettierten Augen gegenüber in Erwägung ziehen. Hierbei ist vor allem die grössere Lichtstärke der ersteren hervorzuheben. Ein leuchtender Punkt wird in

den Facettenaugen stets nur eine beschränkte Anzahl von Rhabdomen treffen können, da die Facettenglieder divergent angeordnet sind, während er in den Stirnaugen eine weit grössere Zahl von Rhabdomen zugleich erregen kann. Wie ich bei der Behandlung der Schmetterlingsocelle näher ausgeführt habe, hat die grosse Lichtstärke eine Bedeutung insofern, als die Ocelle dadurch in den Stand gesetzt sind, ferne Gegenstände, die für das Facettenauge zu lichtschwach sind, noch wahrzunehmen. Ferner wird wohl ein lichtstärkeres Auge zur Aufnahme von kurzen Lichtreizen während einer raschen Bewegung dem lichtschwachen gegenüber im Vorzug sein. Demnach würden die Ocelle bei dem Fliegen oder Springen für die Erkennung von Hindernissen oder vielleicht noch mehr für den Anflug an feste Gegenstände viel mehr geeignet sein als die Facettenaugen. Diese Funktion der Stirnaugen, die für die niedrig stehenden Insecten die wesentlichste sein dürfte, ist jedoch vielfach nicht die einzige. Bei den höheren Insecten mögen ein Sehen im Dämmerlicht oder noch andere Nebenfunktionen der Ocelle von Bedeutung sein. Häufig scheinen sie auch ganz entbehrlich zu sein, wenn die Facettenaugen durch den Besitz eines Krystallkegels lichtstärker werden, wie z. B. bei den Tagschmetterlingen und Käfern. Es muss freilich zugegeben werden, dass diese Ansicht über die Bedeutung der Ocellen der Insecten vor allem für die höher entwickelten Formen nicht voll befriedigt."

p. 372 fährt Link fort: „— denn die Stirnaugen sind für eine spezielle Funktion angepasst, so dass sie nur Hilfsorgane vorstellen, und die Facettenaugen nicht zu ersetzen vermögen." Dann spricht er von seinen experimentellen an *Aeschna* gewonnenen Ergebnissen: „— Tiere ohne die Facettenaugen verhielten sich ebenso wie solche, denen sowohl Facetten- als Stirnaugen lackiert waren. Es wäre jedoch ganz verkehrt, wenn man hieraus die Bedeutungslosigkeit der Stirnaugen erschliessen wollte." Mit dem hier erwähnten Ergebnis steht allerdings eine Angabe in seiner vorhergehenden Arbeit etwas in Widerspruch. Dort fand er, daß Drohnen, denen nur die Facettenaugen überlackiert sind, sich nicht wie vollständig blind gebärden. Es geht dies daraus hervor, „dass Drohnen, denen die Facettenaugen verschmiert waren, ebenfalls das Fenster in nahezu geradem Fluge erreichten, während solche mit lackierten Facetten- und Stirnaugen aufgescheucht lebhaft in dem Zimmer umherflogen und häufig an die Decke oder an die Wand anstiessen, ohne von der Lichtquelle beeinflusst zu werden." p. 240. Somit bestätigt hier

Link die Resultate von Schönfeld, die häufig in Zweifel gezogen und mit entgegengesetztem Erfolg wiederholt wurden (Forel, Plateau, v. Buttel-Reepen).

Kritik.

Wenn wir nun dazu übergehen, die verschiedenen Meinungen, die über die Bedeutung der Ocellen geäußert wurden, einer Kritik zu unterziehen, so wird es gut sein, zunächst alle Hypothesen, in wenige Worte gekleidet, einander gegenüber zu stellen. Wir werden dann sehen, daß die meisten sich gegenseitig ausschließen. Wir können also diese Prüfung in Angriff nehmen in der Überzeugung, daß die meisten der vertretenen Ansichten notwendig unhaltbar sein müssen. Eine andere Frage ist es freilich, ob wir genügend Material zur Verfügung haben werden, um das brauchbare vom Unzutreffenden zu scheiden. Wir hoffen, daß es uns gelingen wird, diese Aufgabe zu erfüllen.

Wir lassen hier die Reihe der verschiedenen Hypothesen zum Teil nur in Schlagwörtern ausgedrückt folgen. Die Namen der betreffenden Autoren sind jeweils beigefügt.

1. Beziehung zur schnellen Fortbewegung (Marcel de Serres, Kolbe, Hesse, Link).
2. Regulation der Körperhaltung beim Flug (Hesse, Link).
3. Fernsehen (Schönfeld, Kolbe, Hesse, Link).
4. Nahsehen (J. Müller, Treviranus, Bergmann u. Leuckart, Dönhoff, Forel, Graber, Notthaft, Lubbock, Packard, v. Buttel-Reepen).
5. Spezifische Anpassung an Sehen in verschiedenen Entfernungen (Dujardin).
6. Hohe zeitliche Unterscheidbarkeit (Link).
7. Organ der Orientierung (allgemein) (Réaumur, Barth).
8. Organ der Orientierung nach dem Licht (Schönfeld).
9. Dämmerungssehen (Forel, Lubbock, Packard, v. Buttel-Reepen, Link).
10. Kein Formensehen, nur Intensitäts- und Richtungsehen (Lowne).
11. Funktion nahezu oder ganz bedeutungslos (Dugès, Carrière, Plateau, Notthaft).

1. „Beziehung zur schnellen Fortbewegung“ (Marcel de Serres, Kolbe, Hesse, Link).

Wir haben an die Spitze eine Auffassung gestellt, zu der wir zunächst nichts hinzuzufügen haben. Sie wurde von Marcel de Serres zum erstenmale ausgesprochen und später von Kolbe, Hesse und Link trefflich begründet. Wir haben die betreffenden Ausführungen dieser Autoren, die wir für überzeugend halten, wörtlich wiedergegeben. Freilich ist damit nur ein Hinweis gegeben, eine Beziehung, über deren Charakter sich die verschiedensten Hypothesen aufstellen lassen und auch aufgestellt worden sind. Wir finden eine solche an 2., 3., 5. und 6. Stelle.

2. „Regulation der Körperhaltung beim Flug“. (Hesse, Link).

Es hat sicherlich etwas Verlockendes, in den 3 nach vorn und nach den beiden Seiten gerichteten Ocellen Organe erblicken zu wollen, die der Erhaltung der Körperlage dienen. Schwankt der Körper nach rechts, so erhält der linke Ocellus mehr Licht von oben, senkt er sich hinten zu tief, so sieht der mediane Ocellus mehr gegen den Himmel, als dies in der normalen Lage der Fall ist. Darin sind Momente gegeben, die die nötigen Reflexe auslösen können, um die richtige Körperhaltung beizubehalten. Die Überlegenheit gegenüber den 2 Facettenaugen liegt klar zutage. Freilich kann diese Erklärung nur da in Frage kommen, wo 3 Ocellen vorhanden sind. Bei all den Tieren, die nur 2 oder gar nur einen aufweisen, vermögen die Facettenaugen genau dasselbe und — im zweiten Falle — mehr zu leisten, und man muß sich daher hier nach einer anderen Funktion für die Ocellen umsehen. Damit stoßen wir auf eine prinzipielle Frage: Haben die Ocellen, sofern sie mit Facettenaugen vergesellschaftet sind, stets die gleiche Funktion? Hesse und Link verneinen dies.

Nachdem wir aber uns haben überzeugen lassen, daß in allen Fällen die Beziehung zwischen Ocellen und Fortbewegungsgeschwindigkeit deutlich ist, so können wir uns auch nicht der Konsequenz verschließen, daß dieser Beziehung ein eindeutiger Charakter zukommt. Kann also die oben skizzierte Erklärung nur in einem Teil der Fälle Gültigkeit besitzen, so glauben wir sie vollständig ablehnen zu müssen. Wir erinnern uns aus dem ersten Kapitel, daß auch Forel u. A. Hypothesen aufstellten, die nur für

bestimmte Gruppen gelten konnten. Man könnte nun glauben, in der einen Gruppe sei die von Hesse, in der anderen die von Forel ausgesprochene Idee verwirklicht. Abgesehen von den erwähnten prinzipiellen Bedenken gegen eine verschiedene Deutung, versagt eine solche hier schon aus dem Grunde, weil beide zum Teil die gleichen Gruppen betreffen, während für Käfer, Wanzen, Cicaden usw. dann noch nach einer 3. Funktionsweise gesucht werden müßte, da sie weder den Voraussetzungen der einen noch denen der anderen Hypothese genügen.

Schließlich darf auch gegen den Erklärungsversuch von Hesse geltend gemacht werden, daß gute Flieger viel weniger während des Flugs Veränderungen der Körperlage erleiden als schlechte. Man denke nur an ein langsames und schnelles Radfahren oder an ein langsames und schnelles Gehen über einen schmalen Balken. Es scheint daher wohl überflüssig, daß diese Tiere noch ein besonderes Organ besitzen für eine Funktion, die bei allen übrigen in ausreichender Weise von den Eingeweidenerven (vermutlich) ausgelöst wird. Doch ist dies ein Bedenken untergeordneter Bedeutung gegenüber dem oben Ausgeführten. Wir kommen zu dem Ergebnis, daß die Auffassung von Hesse und Link weder allgemein noch für einzelne Gruppen der Insecten das Richtige trifft.

3. „Fernsehen“ (Kolbe, Hesse, Link).

Wir müssen uns zunächst darüber klar sein, daß es sich nicht um die Frage handelt, ob die Ocellen Gegenstände in großem Abstande noch sehen, sondern ob sie an das Sehen in die Ferne speziell angepaßt sind, um in dieser Richtung die Facettenaugen zu ergänzen. Hesse begründet diese Auffassung mit dem Satz: „Die Linse der Stirnocellen ist viel grösser als die Linse eines Augenkeils; sie ist daher viel lichtstärker“ (Hesse-Doflein, p. 701). Wäre dies der Fall, so müßte es schon befremden, daß trotzdem bei den Ocellen noch besondere Hilfsmittel nötig werden, um die Reizintensität zu erhöhen. Gerade bei den an sonnigen Tagen fliegenden Libellen und bei deren Verwandten finden wir das am besten ausgebildete Tapetum. Viele Dämmerungs- und Nachttiere, denen doch lichtstarke Sehorgane viel nötiger wären, haben nur schwach ausgebildete Ocellen, oder sie entbehren dieser völlig (*Noctuidae*, *Sphingidae*). Weiter werden wir uns die Frage vorlegen: Wenn das Appositionsauge schon am Tage zu lichtschwach ist, um in die Ferne zu sehen, warum wurde es nicht bei allen schnell fliegenden Tieren durch das Superpositionsauge

ersetzt? Warum finden wir diesen lichtstarken Typus nur bei solchen Formen, die unter Lichtverhältnissen leben, die uns ihren Vorteil außer Frage erscheinen lassen? Wir finden darauf nur die eine Antwort, daß eben bei den Tagtieren ein Bedürfnis nach lichtstärkeren Augen nicht vorliegt. Wäre dies vorhanden, so hätte es nicht durch die Ocellen beseitigt werden können, sondern wir fänden doch wohl den Weg eingeschlagen, der bei manchen Tagtieren, deren Paarungszeit gegen Abend fällt, in einem Teil des Facettenauges bereits angebahnt ist, nämlich eine Umgestaltung des Appositionsauges in das Superpositionsauge.

Überdies wird die Differenz der Lichtstärken der beiden Augenformen (Ocellen und Facettenaugen) von Hesse und Link wesentlich überschätzt. Denn es kommt hierbei nicht allein auf den Durchmesser der Linse an, sondern auch auf die Brennweite. Nehmen wir *Agrion* als Beispiel, ein Tier mit sehr gut ausgebildeten Ocellen. Die hintere Linsenfläche ist hier konkav. Infolgedessen ist die Brennweite mindestens so groß wie der Abstand der Retina von der vorderen Linsenfläche. Den optischen Durchmesser der Linse nehmen wir gleich dem Linsendurchmesser, obwohl er stets etwas kleiner ist. Es stehen dann bei *Agrion* optischer Durchmesser und Brennweite im Verhältnis von 10:13. Die Lichtstärke wird dann durch das Quadrat des reziproken Wertes dieses Verhältnisses ausgedrückt; sie ist also etwa $= 1{,}3^2$. Beim Appositionsauge liegen nun die Verhältnisse ganz anders. Hier wird nicht das Lichtbündel, das die Linse durchsetzt, auf eine Bildfläche verteilt, deren Größe von der Brennweite abhängt; sondern es wird hier wie in einem Trichter gesammelt, wenigstens die mittleren Strahlen, die ja allein in Betracht kommen, und so dem Receptor zugeleitet in einer Intensität, die unabhängig ist von dem Abstand der Retina von der Cornea. Maßgebend ist demnach hier allein der Linsendurchmesser. Dieser ist bei *Agrion* etwa 25—30 μ. (Wir nehmen 30 in unsere Rechnung auf, da wir für die Ocellen notwendig ein zu großes Maß nehmen mußten.) Die Öffnung, die uns das Maß der Lichtstärke gibt, mißt also 94 μ^2. Vergleichen wir dies mit den absoluten Maßen, die wir bei den Ocellen finden. Dort haben wir eine Öffnung von $95 \times 3{,}14 = 298\ \mu^2$. Da die Brennweite 1,3 mal den Linsendurchmesser übertrifft und die Intensität mit dem Quadrate der Entfernung abnimmt, so haben wir die Zahl 298 noch durch $1{,}3^2 = 1{,}7$ zu dividieren, und es bleibt uns 176.

Die Lichtstärke der beiden Augentypen verhält sich demnach

etwa wie 2:1. Die Ocellen sind um das Doppelte überlegen. Dies mag sehr wesentlich erscheinen. In der Tat ist aber die Differenz gar nicht so sehr groß, wenn wir berücksichtigen, daß wir zur selben Tageszeit, wenn wir aus dem Sonnenlicht in den Schatten treten, unsere Augen Intensitätsschwankungen aussetzen, die schon weit über das Verhältnis von 1:2 hinausgehen. Diese Überlegung muß uns schon warnen, dieser Differenz der Lichtstärke beider Augen eine prinzipielle Bedeutung hinsichtlich der Funktion zuzuschreiben. Dazu kommt, daß sich das Verhältnis jedenfalls noch dadurch recht beträchtlich zugunsten des Appositionsauges verschiebt, daß hier die Rhabdome sehr viel länger sind und somit die Lichtenergie in höherem Maße nutzbar gemacht wird als in den Ocellen. Dies alles läßt uns der Ansicht von Kolbe, Hesse und Link nicht beipflichten. Wir sind überzeugt, daß die Ocellen auch ferne Gegenstände sehen, wir können uns aber nicht zu der Auffassung bekennen, daß sie dem Fernsehen speziell angepaßt sind und daß sie dadurch einen den Facettenaugen anhaftenden Mangel ausgleichen.

4. „Nahsehen" (J. Müller, Treviranus, Bergmann u. Leuckart, Forel, Graber, Notthaft, Lubbock, Packard, v. Buttel-Reepen).

Diese Hypothese hat sich die meisten Anhänger erworben. Das Ausschlaggebende war meist die starke Krümmung der Cornea der Ocellen. Unberücksichtigt blieb freilich die häufig plane, bisweilen sogar konkave Innenfläche der Cornea. Man vermutete eine hohe Brechkraft und demzufolge ein myopisches Auge. Nun hängt aber Myopie und Hyperopie durchaus nicht allein von der Brechkraft ab. Beide Erscheinungen beziehen sich auf das Verhältnis von Brennweite zum Abstand der Retina. Hohe oder geringe Dioptrienzahl sagt noch nichts über Myopie oder Hyperopie aus. Beidemal kann Kurzsichtigkeit vorhanden sein, nämlich dann, wenn die Retina so weit von der Linse abgerückt ist, daß nur noch diejenigen Strahlen sich in ihrer Ebene treffen, die von sehr nahen Objekten herkommen. Die Beweise, die für die Myopie angeführt werden, sind somit hinfällig. Damit ist freilich noch nicht gesagt, daß die Ansicht tatsächlich irrig sein muß.

Um präzise Daten für die Beurteilung dieser Verhältnisse zu gewinnen, haben wir an *Mantis religiosa* Messungen vorgenommen. Wir untersuchten nach der üblichen Methode im hängenden Tropfen (Glycerin-Wasser) den Abstand des von der Ocellencornea ent-

worfenen Bildes von der vorderen Linsenfläche bei verschiedenem Objektabstand und verglichen damit den auf Schnitten gefundenen Abstand der Retina von der Cornea. Hierbei wurden zum Vergleich jeweils zwei gleichgroße Exemplare desselben Geschlechts beigezogen.

Medianocellus.

Objektabstand	Abstand des Bildes von der vorderen Corneafläche
1 cm	203 μ
10 „	200 „
80 „	200 „
Fehlergrenze bis zu 2 μ	
Abstand des distalen Endes der Rhabdome von der vorderen Corneafläche nach Schnittpräparaten	207 „
Länge der Rhabdomschicht	80 „

Es stimmt mit dem ermittelten Bildabstand = 203 u. 200 μ gut überein, daß an histologischen Präparaten der Rhabdomabstand = 207 μ gefunden wurde. Das Bild fällt also etwa auf die distalen Enden der Rhabdome. Die Verschiebung des Bildes um 3 μ bei einem Wechsel des Objektabstandes von etwa 1 cm bis zu 80 cm kann aber keine Rolle spielen bei einer Tiefendimension der Receptoren von 80 μ. Daraus geht schon hervor, daß die Ocellen weder kurzsichtig noch fernsichtig sind, sondern daß sie bei jeder Objektentfernung zu sehen imstande sind. Am besten wird dies illustriert durch den Bau einiger Ocellen. In den Stirnaugen von *Agrion* und *Aeschna* liegen zwei Retinae hintereinander, und Hesse hat wohl sicher mit Recht die der Linse benachbarte Retina als für das Fernsehen bestimmt angesprochen, wogegen die proximale Rhabdomschicht dem Sehen in der Nähe dienen soll. Eine andere Erklärung ist kaum denkbar. Es scheint uns dies im Verein mit unseren Messungsergebnissen zu genügen, um die Hypothese von einer spezifischen Kurzsichtigkeit oder Fernsichtigkeit der Ocellen als irrig erkennen zu lassen. Damit ist auch die Auffassung von Schönfeld und Dönhoff erledigt, die darin besteht, daß die Ocellen- und die Facettenaugen-Sehfelder sich in der Art ergänzen sollen, daß die Ocellen für ein kleines Feld in Betracht kommen, das von den Facettenaugen nicht übersehen werden kann, weil deren Sehfelder sich nach diesen beiden Autoren erst

in einiger Entfernung vom Kopfe überdecken. In dieser Entfernung sollen aber die kurzsichtigen Ocellen bereits nicht mehr sehen.

5. „Spezifische Anpassung an Sehen in verschiedenen Entfernungen“ (Dujardin).

Diese Hypothese vermochte sich keinen Anhang zu verschaffen. Wir dürfen sie aber deshalb nicht ohne weiteres unberücksichtigt lassen. Dujardin's Idee ist nicht unrealisierbar. Aber es sind ganz bestimmte Voraussetzungen, nämlich ein ganz bestimmter, konzentrischer Bau der Linse hierzu nötig. Dujardin findet diese Voraussetzung erfüllt. Wir können jedoch nicht dasselbe finden. Sowohl das von uns selbst untersuchte Material als auch die von Grenacher, Hesse, Link und anderen untersuchten Ocellen zeigen nicht die geforderten Verhältnisse. Überall sehen wir, wie sich die Schichten der Cornea kontinuierlich in die Schichten der Cuticula fortsetzen. Nun wäre aber auch so noch die Hypothese von Dujardin zu retten, wenn man weitere Forderungen an die optische Dichte und an den Wechsel derselben zwischen verschiedenen Lamellen und weitere Forderungen auch an die Gestalt dieser Lamellen stellen wollte. Wir können aber verzichten, darauf näher einzugehen, denn es ist nicht schwer, sich zu überzeugen, daß die Linse in der Tat nur einen Brennpunkt hat, daß also von einem Objekt nur bei einem bestimmten Linsenabstand ein scharfes Bild entworfen wird. Wir haben derartige Untersuchungen nicht nur an *Mantis religiosa* angestellt, sondern auch an Hornissen (*Vespa crabro*) und an der Maulwurfsgrille (*Gryllotalpa vulgaris*). Jedesmal beobachteten wir, daß ein Entfernen des Objekts von 1 cm auf 10 cm auch ein Senken des Tubus erforderte, wenn man auf die volle Bildschärfe einzustellen trachtete. Damit ist aber die Existenz eines einzigen Brennpunktes erwiesen. Es soll freilich damit nicht etwa gesagt sein, daß die Ocellenlinse eine ideal homozentrische Linse ist. Aber ihre Abweichung von einer solchen Linse ist nicht entfernt so stark, um die Auffassung von Dujardin zu rechtfertigen.

Bei den oben erwähnten Untersuchungen muß man sich vor einem Fehler hüten, dem, wie wir vermuten, Dujardin zum Opfer gefallen ist. Man erkennt nämlich leicht, besonders bei den sehr klaren Bildern, die die Ocellen von *Mantis religiosa* liefern, daß bei einer bestimmten Einstellung stets nur ein Teil des Bildes scharf gesehen werden kann. Es ist dies auf die sehr starke kuglige

Krümmung der Bildfläche entsprechend der Retina-Anordnung zurückzuführen. Nun könnte dies bereits geeignet sein, die Unrichtigkeit der Hypothese darzutun. Wenn man aber die nur partielle Schärfe des Bildes übersieht und nun den Tubus hebt oder senkt, so ist gerade diese Erscheinung geeignet, den Beobachter zu täuschen. Es rücken jetzt immer andere Teile des Bildes scharf gezeichnet in das Sehfeld ein und führen zu dem Schluß, daß das Bild trotz verschiedener Einstellung an Schärfe nichts eingebüßt hat. In der Tat sind es aber verschiedene Bezirke des Bildes, die wir miteinander verglichen haben. Auch wir wurden bei unseren Messungen häufig dadurch irregeleitet, bis wir schließlich unser Augenmerk darauf richteten, bei ein und derselben Messung auch stets denselben Bildausschnitt allein zu berücksichtigen.

6. „Hohe zeitliche Unterscheidbarkeit" (Link).

Die einzig mögliche Begründung, die auch Link dafür anführt, ist die größere Lichtstärke der Ocellen. Über diese Frage haben wir uns jedoch bereits ausgesprochen und sind zu dem Resultat gekommen, daß den Ocellen eine nennenswerte größere Lichtstärke gegenüber den Facettenaugen nicht zukommt. Damit ist aber auch unsere Stellungnahme zu dieser Hypothese bedingt.

7. „Organ der Orientierung (allgemein)" (Réaumur, Barth).

Daß man dieser Auffassung nicht beipflichten kann, diesen Eindruck wird wohl der Leser bereits aus dem historischen Überblick gewonnen haben. Wenn auch die Experimente keine klare, eindeutige Antwort zu geben scheinen und wenn sich auch infolgedessen in neuester Zeit Link sehr vorsichtig ausdrückt, so scheint doch aus den mannigfaltigen Nachprüfungen von seiten sehr gewissenhafter Forscher so viel sicher hervorzugehen, daß Réaumur den Effekt der Ocellenelimination zu hoch anschlägt, wenn er sie hinsichtlich der Orientierung über die Facettenaugen stellt. Freilich ist es wieder durch die Versuche von Link zweifelhaft geworden, ob wir den Ausfall der Ocellen überhaupt nicht zu konstatieren imstande sind, wie M. de Serres, Forel, Plateau und v. Buttel-Reepen meinen. Halten wir den Resultaten dieser Autoren die von Réaumur, Schönfeld und Link gegenüber, so macht es wohl den Eindruck, daß die Funktion der Ocellen eine derartige ist, daß sich ihr Ausfall nicht ohne weiteres bemerkbar zu machen braucht. Man beachte

nur, daß bei allen Experimenten nur auf Veränderungen des Richtungssehens hin geprüft wurde, daß aber der Sehakt noch eine Reihe anderer Komponenten enthält oder wenigstens enthalten kann, deren Vernichtung uns nicht schon offenbar wird, wenn wir ein Tier gegen ein Fenster (eventuell auch bei entgegengestellten Hindernissen) fliegen sehen. Wir stimmen Réaumur keineswegs bei, glauben aber doch, daß unter günstigen Umständen ein Ausfall der Ocellen am Benehmen des Tieres zu erkennen wäre. Damit erübrigt es sich, auf den nächsten Punkt:

8. „Organ der Orientierung nach dem Licht" (Schönfeld) näher einzugehen.

9. „Dämmerungssehen" (Forel, Lubbock, Packard, v. Buttel-Reepen, Link).

Es ist kein Zufall, daß die drei eifrigsten Vertreter dieser Auffassung sich viel mit Hymenopteren beschäftigt haben. Link spricht nur von der Möglichkeit, daß auch diese Funktion in Betracht kommen könnte, und Packard steht unter dem Einfluß der kurz zuvor erschienenen Abhandlungen von Forel und Lubbock. Die Bienen und Ameisen vollbringen einen großen Teil ihrer Arbeit im Halbdunkel, und dieser Umstand war es wohl, der zu dieser Hypothese Anlaß gab.

Wir haben schon früher anläßlich der Kritik der an zweiter Stelle erwähnten Hypothese Anlaß gefunden, den Geltungsbereich der hier zu besprechenden Auffassung kurz zu streifen. Nachdem wir die Beziehung der Ocellen zum Flugvermögen anerkannt haben, mußte uns schon die Tatsache befremden, daß ein solches Dämmerungssehen jede derartige Beziehung vermissen läßt. Hat Forel das Rechte getroffen, so müßten wir diese Beziehung als eine zufällige und belanglose auffassen. Wir müssen uns aber auch noch aus anderen Gründen ablehnend verhalten. Einer ganzen Reihe von Insecten ist ein Dämmerungssehen nicht gegeben, und darunter finden sich die mit den am besten ausgebildeten Ocellen. Nehmen wir die Libellen. Diese Tiere machen nicht nur wenig Gebrauch vom Dämmerungssehen, sondern sie sind in der Dämmerung einfach außerstande sich zu orientieren. Wir zitieren Forel, 1910, p. 18: „Insekten, die sehr grosse Augen haben und ausgesprochene Lichttiere sind (*Libellula* ...), sind in der Dunkelheit total unbeholfen", und p. 108

sagt er von den Libellen und den Cicaden: „Diese Insekten halten sich nachts unbeweglich.“ Es genügt dies, um zu zeigen, daß Forel hier notwendig nach einer anderen Funktion suchen muß. Es gilt demnach auch hier das unter Punkt 2 über „verschiedene Funktionen“ Gesagte.

Man mag uns entgegnen, daß den Ocellen wohl allgemein dieselbe Funktion zukommen mag, daß aber die Verhältnisse bei den Hymenopteren doch zu deutlich darauf hinweisen, daß hier zu der allgemeinen Aufgabe noch eine spezielle — das Sehen im Dämmerlicht — gekommen ist.

Sehen wir zu, inwiefern uns die Hymenopteren die Annahme einer solchen speziellen Funktion als zwingend erscheinen lassen. Man wird vielleicht erwarten, von Experimenten zu hören, die zeigen, daß die Bienen und Ameisen nach Ausschalten der Ocellen hilfloser sich im Stock resp. Nest bewegt haben als zuvor. Experimente nach dieser Richtung hin liegen zwar vor (Plateau), doch war der Erfolg ein entgegengesetzter. Er fand, daß sich die Hymenopteren im Nest anderer Sinne als der Augen bedienen. Wie stellen sich Forel und v. Buttel-Reepen, die trefflichen Kenner der Ameisen und Bienen, zu dieser Frage? Wir wiederholen hier eine Stelle des im ersten Teil gegebenen Zitats von v. Buttel-Reepen: „und treten hier — nämlich im Stockinnern — möglicherweise die drei kleinen Stirnaugen in Funktion, wenn die Bienen überhaupt der Augen im Innern des Stockes bedürfen, was ja zweifelhaft erscheint, da man konstatieren kann, dass die Bienen auch in absoluter Finsternis alle Geschäfte des Haushaltes anscheinend in unveränderter Weise fortsetzen“. Von einer Bedeutung der Ocellen im Dämmerlicht kann also auch v. Buttel-Reepen sich nicht durch direkte Beobachtung überzeugen. Und auch bei Forel finden wir eine Äußerung, die dasselbe zeigt. Wir lesen p. 320: „Lässt man eine Biene in der Dämmerung unweit ihrer Wohnung auffliegen, so zieht sie einige Kreise in der Luft, fällt dann aber ‚scheu und verloren‘ zu Boden. Sie ist eben, aus Mangel an Licht, ausserstande, sich zu orientieren.“ Auch v. Berlepsch spricht sich in seinem Buch „Die Biene und ihre Zucht etc.“ in diesem Sinne aus. Wir lesen dort auf p. 172: „die Biene sieht sehr scharf, doch nur im Sonnenlicht; in der Dämmerung aber und selbst am Tage bei trübem, bewölktem Himmel sieht sie schlecht, und sie hat oft Mühe, ihr Flugloch zu finden. Im finstern Stocke sieht sie gar nicht, denn im Stocke fliegt sie niemals auf, wohl aber, sobald man Licht durch eine Kerze hinein-

fallen lässt. Man sieht also, dass es im Stocke nicht das Gesicht, sondern das Gefühl ist, welches sie ihre Arbeiten vollbringen lässt". Dönhoff schreibt (p. 12): „Wenn man in der Abenddämmerung ein halbes Dutzend Bienen vom Flugloche nimmt, sie nur sechs Schritte vom Stande trägt und in die Luft schleudert, so fliegen sie matt in die Höhe, irren in kleinen Kreisen umher und stürzen scheu und verloren zu Boden. Sie finden ihren Stand nicht mehr ..." Und Schönfeld sagt p. 89: „Dass die Biene für die Ferne und die Nähe bei hellem Sonnenlicht ein sehr scharfes Auge, in der Dämmerung aber ein schwaches hat, ist allbekannt." Das sind Urteile von bedeutenden Bienenzüchtern und, soweit es sich um Forel und v. Buttel-Reepen handelt, auch anerkannt vorzüglichen Beobachtern. Die beiden letztgenannten Autoren haben damit am besten ihre eigene Hypothese widerlegt. Denn diesen Tatsachen, die dagegen sprechen, vermögen sie keinen einzigen Beweis zugunsten ihrer Hypothese gegenüberzustellen. Die einzige Stütze bietet die Vermutung, daß die Ocellen lichtstärker sind und daher noch unter Lichtverhältnissen funktionieren, unter denen die Appositionsaugen bereits versagen. Der oben geführte Nachweis, daß diese Ansicht unhaltbar ist, entzieht somit auch dieser Hypothese den letzten Schein von Existenzberechtigung.

Es sind also nicht nur theoretische Erwägungen, die uns zwingen, uns gegen die Auffassung des „Dämmerungssehens" ablehnend zu verhalten, sondern auch Tatsachen, die uns von den zuverlässigsten Beobachtern des Ameisen- und Bienenlebens an die Hand gegeben werden.

10. „Kein Formensehen, nur Intensitäts- und Richtungssehen" (Lowne).

Gegen Lowne's Ansicht ließe sich mancherlei anführen. Wir beschränken uns darauf, an die Tatsache zu erinnern, die uns geeignet erscheint, jeden Zweifel an dem Unzutreffenden der Hypothese zu heben. Wir haben das Bild, das die Ocellenlinse von *Mantis* erzeugt, untersucht, und wir haben es unter dem Mikroskop als genügend scharf erkannt, um bei einer kleinen Pinzette, die sich in einer Entfernung von 1 m befand, die beiden Arme deutlich voneinander zu unterscheiden. Entspricht auch die Zahl der recipierenden Elemente nicht ganz dieser Bildschärfe, so geht doch aus den Untersuchungen von Grenacher, Hesse, Link u. A. zur Genüge hervor, daß die Anordnung der Rhabdome und deren Zahl eine

derartige ist, daß an der teilweisen Ausnutzung der Bildschärfe kein Zweifel sein kann. Sehen wir das entworfene Bild durch einen Raster, so verliert es an Schärfe, behält aber dennoch den Bildcharakter bei.

11. „Funktion nahezu oder ganz bedeutungslos" (Dugés, Carrière, Plateau, Notthaft).

Um diese Auffassung als unhaltbar darzutun, haben wir nur nötig, auf die im ersten Teil wiedergegebenen Ausführungen von Hesse und Link hinzuweisen. Sowohl das Vorkommen der Ocellen bei guten Fliegern als auch ihre anatomisch-histologische Ausbildung schließen es aus, hier von bedeutungslosen und rudimentären Organen zu sprechen. Um jedoch den Vertretern dieser Hypothese in vollem Umfang gerecht zu werden, müssen wir die Gründe berücksichtigen, durch die sie sich zu ihrer Auffassung gedrängt sahen. Da Plateau der einzige ist, bei dem wir nähere Begründungen finden, so werden wir uns hier mit ihm allein zu beschäftigen haben.

Plateau stützt sich auf seine Beobachtung, daß Tiere mit geblendeten Ocellen nicht anders davonfliegen als normale Tiere. Wir mußten bereits zu diesen experimentellen Ergebnissen, denen von anderer Seite widersprochen wurde, Stellung nehmen. Hier sei noch einiges hinzugefügt, um zu erläutern, daß es nicht angeht, aus solchen Beobachtungen die Bedeutungslosigkeit der Ocellen abzuleiten. Es wird uns nicht möglich sein, aus dem Gebaren eines Menschen, den wir auf der Straße sich bewegen sehen, sofort zu erkennen, ob er im Besitze beider Augen ist oder ob wir es mit einem Einäugigen zu tun haben. Dennoch wird es niemandem einfallen, daraus zu schließen, daß ein zweites Auge für den Menschen bedeutungslos ist. Es bedarf eben schon sehr genauer Beobachtungen, um die Wirkung des Mangels eines zweiten Auges an anderen Menschen zu entdecken. So können wir die herabgesetzte Entfernungslokalisation einäugiger Menschen gut bemerken nur dann, wenn es sich um nahe Gegenstände und scharf abzumessende Entfernungen handelt, wenn, um ein Beispiel anzuführen, die betreffende Person versucht, den Kaffee in die Tasse zu gießen und diesen vor oder hinter dieselbe gießt. Wo sind aber Beobachtungen entsprechend spezialisierter Bewegungen bei Insecten gemacht worden, denen die Ocellen zuvor ausgeschaltet wurden? Plateau hat gewiß das Verdienst, sorgfältig und unter Berücksichtigung der verschiedenen Milieus experimentiert zu haben. Aber seine Versuchsergeb-

nisse zeigen nur, daß die Insecten sich auch ohne Ocellen zurechtfinden, daß sie davonfliegen und event. auch Blumen umfliegen; aber über die Bedeutungslosigkeit der Ocellen lassen sie keinen Schluß zu.

Wir haben bisher nur die erste Versuchsreihe in Betracht gezogen und wenden uns nun zu der zweiten, um zu untersuchen, ob diese geeigneter ist, die PLATEAU'sche Lehre zu stützen. Seine Ergebnisse lauten: Tiere, denen die Facettenaugen allein ausgeschaltet werden, benehmen sich wie vollständig blind (dagegen RÉAUMUR, SCHÖNFELD, LINK). Wohl läßt sich hieraus entnehmen, daß die Ocellen hinsichtlich ihrer Funktion den Facettenaugen nicht gleichwertig sind. Doch geht PLATEAU auch hier zu weit, wenn er damit die Unfähigkeit der Ocellen, den Tieren einen Dienst zu leisten, für endgültig bewiesen hält. Wie, wenn die Ocellen Erregungen lieferten, die für sich allein nicht verwertet werden können, die erst durch die Vereinigung mit Erregungen, die vom Facettenauge her dem Gehirnganglion zufließen, für das Tier Bedeutung erlangen? Dann wäre das Verhalten der Tiere auch in dieser Versuchsreihe zu verstehen. Die nähere Ausführung dieses Punktes führt uns zu unserer eigenen Auffassung, die wir im nächsten Kapitel entwickeln nnd soweit als möglich durch Untersuchungen stützten werden.

Eigene Auffassung.

Nach Abschluß unserer Kritik der Hypothesen und ihrer Voraussetzungen bleiben uns zwei Tatsachen, die einerseits genügend gesichert erscheinen, andrerseits aber geeignet sind, zunächst den Eindruck der gegenseitigen Unvereinbarkeit zu erwecken:

1. Wir schließen uns M. DE SERRES, KOLBE, FOREL, HESSE und LINK an, wenn sie zu dem Schluß kommen, daß die Ocellen nicht bedeutungslos sein können. Die Gründe, die diese Autoren dafür angeben, scheinen uns triftig genug, um diese Auffassung zu rechtfertigen. Eine Beziehung der Existenz dieser Sinnesorgane zu der erhöhten Fortbewegungsgeschwindigkeit ist nicht von der Hand zu weisen.

2. Das Experiment hat gezeigt, daß bei Tieren, denen die Facettenaugen ausgeschaltet werden, die Ocellen nicht imstande sind, den Verlust zu decken; die Tiere benehmen sich wie ganz oder nahezu blind.

Es hat uns dies jedoch nicht dazu bestimmen können, den Ocellen eine Funktion als Auge abzusprechen. Vielmehr haben wir

daraus geschlossen, daß die Ocellen der normalen Funktion der Facettenaugen bedürfen, wenn ihre eigenen Impulse in geordneter Weise wirken sollen.

Wenn wir es nun versuchen, von einem neuen Gesichtspunkte aus das bisher beigebrachte Tatsachenmaterial zu betrachten, so ergibt sich als erste Forderung, die unsere Hypothese zu erfüllen hat, die, daß die Aufgabe, die sie den Ocellen zuschreibt, derart ist, daß sie eine Beziehung zur schnellen Eigenbewegung der Tiere aufweist; zweitens muß die Erfüllung dieser Aufgabe nur durch eine gemeinsame Funktion der Ocellen und der Facettenaugen ermöglicht werden.

Das Nächstliegende wird es nun sein, die verschiedenen Komponenten, die den Sehakt insgesamt ausmachen, vorzunehmen und die herauszusuchen, deren Bedeutung durch eine große Eigengeschwindigkeit der Tiere in besonderem Maße gesteigert wird. Die Auswahl bleibt klein. Das Unterscheidungsvermögen räumlich gesonderter Bildpunkte (Formensehen) sowie auch das zeitlich getrennter Reize erfüllt zweifellos die genannten Bedingungen. Aber beide müssen zurücktreten, wenn wir daran denken, daß in dieser Richtung den Facettenaugen unmöglich von den Ocellen irgendwelche Hilfe erwachsen könnte. Es bleibt, soweit wir die Sachlage übersehen, nur noch die Entfernungslokalisation.

Es wird im Nachfolgenden unser Ziel sein, zu zeigen, daß die Bedeutung der Ocellen bei den Imagines in der Förderung der Entfernungslokalisation liegt.

Bevor wir uns jedoch den Beweisen hierfür zuwenden, müssen wir zunächst in Kürze die Frage beantworten, welche andere, in der Funktion des Facettenauges allein schon gegebene Momente derselben Aufgabe dienen können. Je unzureichender diese sich hier ergebenden Entfernungslokalisations-Möglichkeiten sind, desto mehr gewinnt unsere Hypothese von vornherein an Boden. So ist es also zunächst die Bedürfnisfrage, die uns zu beschäftigen hat. Dann werden wir auseinanderzusetzen haben, in welcher Weise wir uns das Zustandekommen eines Entfernungs-Signalements durch gemeinsame Funktion der beiden Arten von Augen denken. Mit dieser Ausführung laden wir die Verantwortung auf uns, soweit als angängig, zu untersuchen, ob die Forderungen, die unsere Hypothese an die Tatsachen stellt, auch erfüllt sind.

Wir hatten schon früher Gelegenheit, uns über die Entfernungslokalisation, wie sie durch das Facettenauge vermittelt wird, zu

äußern (Demoll, 1909 u. 1910). Wir geben die Ausführungen in gekürzter Form hier wieder, um zu zeigen, daß uns schon damals die bekannten Faktoren nicht genügend schienen, um die Tiefenlokalisation, deren schnellfliegende Insecten sicher fähig sind, befriedigend zu erklären. „Die Luftperspektive ist wohl ein Moment, das für jedes Auge in Betracht kommen kann, doch kommt ihm nur bei grossen Entfernungen eine nennenswerte Bedeutung zu. Ebenso geben uns die Verteilung von Licht und Schatten sowie der Verlauf der Konturen nur eine unsichere und auf jeden Fall nur relative Tiefenwahrnehmung“ (p. 502, 1910). Dasselbe gilt auch von der gegenseitigen Verschiebung der Objekte bei Fortbewegung des Subjekts. Eine nahezu absolute Lokalisation vermag hieraus allerdings dann zu resultieren, wenn die Einzelbewegungen des Tieres stets dieselbe Geschwindigkeit aufweisen (Demoll, 1909). Ist diese Bedingung nicht erfüllt, so bleiben die Entfernungsbestimmungen nur relativ, und ihre Bedeutung darf dann nicht allzu hoch angeschlagen werden. „Dasselbe gilt auch für die Beurteilung, inwieweit hier der scheinbaren Grösse des Objekts eine Rolle zukäme. Da schliesslich die Insectenaugen... ganz unbeweglich sind..., so kann auch die Konvergenz der Augen, die bei uns durch die Entfernung des fixierten Punktes bestimmt wird, für die Arthropoden nicht in Betracht kommen. Es bleiben denn von den Faktoren, die uns eine Entfernungslokalisation vermitteln, nur noch zwei übrig, das stereoskopische Sehen und die Querdisparation, die für die Arthropoden beigezogen werden können“ (p. 502 u. 503).

Notthaft (1886) glaubt in der Intensität der Reize einen Faktor gefunden zu haben, der infolge des eigentümlichen Baues der Facettenaugen eine Entfernungslokalisation vermittelt. Da aber die Voraussetzung, auf die er aufbaut, irrig ist, so können wir uns hier auf ein paar Worte beschränken. Er sagt p. 447, daß die Annahme natürlich erscheine, „dass es die Arbeit des facettierten Auges sein muß, über die räumliche Verteilung der Gegenstände in der dritten Dimension des Raumes, der Tiefe nämlich, zu orientieren“. Seine Erklärung, wie diese Orientierung zustande kommt, fußt auf der Behauptung: „Da den am besten ausgebildeten facettierten Augen (z. B. der Libellen) lichtbrechende sphärisch gekrümmte Mittel völlig fehlen, ist die Mitwirkung gebrochener Strahlen bei der Entstehung des Netzhautbildes ausgeschlossen.“ p. 448. Da diese Voraussetzung den Tatsachen nicht entspricht, so können wir alles Weitere übergehen.

Wir mußten daher zu dem Schluß kommen: soweit es sich um eine absolute Entfernungslokalisation handelt, „sind diese Tiere, wenigstens nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse, lediglich auf die oben erwähnten Faktoren des stereoskopischen Sehens und der Querdisparation angewiesen“ (Demoll, p. 505 u. 507). Damit wird also den Insecten nur im Bereich des binokularen Sehraumes eine Entfernungslokalisation zugeschrieben, ein Ergebnis, das uns früher schon bedenklich erschien und uns deshalb veranlaßte, uns vorsichtig über diesen Punkt auszusprechen. Wir schrieben damals: „Die Entscheidung, ob nicht beim Facettenauge solche Momente in Betracht kommen, die wir vom Linsenauge her nicht kennen, ist allerdings nicht leicht zu treffen. Wir können daher nur sagen, dass bisher noch keine gefunden werden konnten“ (p. 506, 1910).

Nun, wir glauben in den Ocellen ein Organ gefunden zu haben, das den schnell fliegenden Insecten eine absolute Entfernungslokalisation ermöglicht, weit über den Bereich des binokularen Sehraumes hinaus. Wir glauben uns weiter zur Annahme berechtigt, daß bei den mit Ocellen ausgestatteten Gruppen diese nicht nur außerhalb des binokularen Sehraumes dieser Funktion dienen, sondern auch innerhalb desselben, und daß das stereoskopische Sehen und die Querdisparation erst da die Stelle der Ocellen vertritt, wo diese vollständig rückgebildet sind, wie z. B. bei den Tagschmetterlingen.

Dieser Insectengruppe mag auch die eigentümlich gaukelnde Fortbewegungsart zugute kommen, indem dadurch, daß die Flugrichtung ständig kleine Änderungen erfährt, alle Partieen der Umgebung zeitweise seitlich gesehen werden. Damit ist aber eine starke gegenseitige Verschiebung der Objekte gegeben, ein Moment, das die Entfernungslokalisation wesentlich zu unterstützen vermag. Andererseits kommt dieser Faktor für die besten Flieger, die geradlinig fliegen, gerade in der Flugrichtung in Wegfall. Und in dieser Richtung ist ein erhöhtes Entfernungssehen besonders erwünscht. Dasselbe gilt für die oft unbeweglich in der Luft stehenden Libellen hinsichtlich jeder beliebigen Richtung.

Gehen wir dazu über, zu untersuchen, auf welcher Basis eine Tiefenreception durch die Verkettung der Impulse der beiden Augenarten zustande kommen kann. Das Prinzip hat einige Ähnlichkeit mit dem, das der Querdisparation zugrunde liegt.

Fig. A gibt einen Frontalschnitt durch den Kopf von *Panorpa communis*, auf dem sowohl der laterale Ocellus sowie das Facettenauge getroffen sind. Nehmen wir nun einen beliebigen Objektpunkt (*J*)

— die Entfernungen der Objekte sind hier aus praktischen Gründen sehr kurz gewählt — so ist leicht zu verstehen, daß dieser Punkt

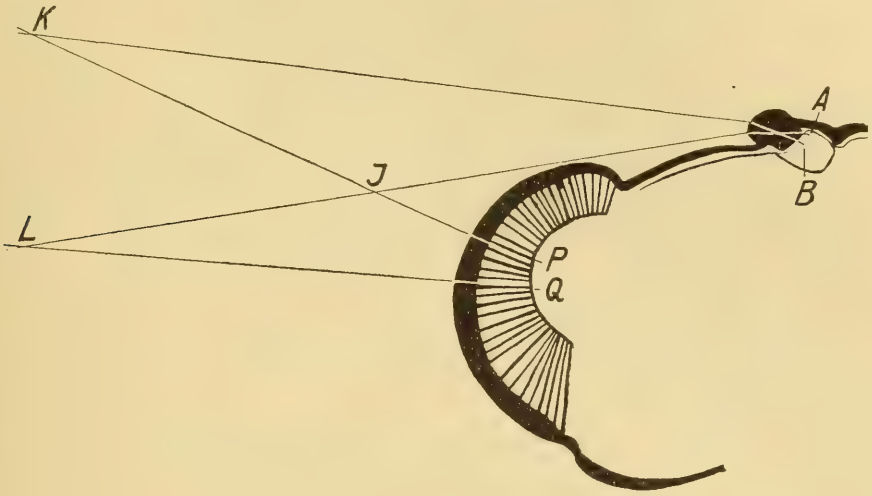


Fig. A.
Schematischer Querschnitt durch den Kopf von *Panorpa communis*.

in einer bestimmten Entfernung jeweils auf denselben Receptor im Facettenauge (P) und auf denselben im Ocellus (A) einen Reiz ausüben muß. Verschiebt sich das Objekt J in der Richtung gegen K zu, so wird zwar im Facettenauge stets das gleiche Rhabdom afficiert werden. Im Ocellus dagegen wandert der Ort des Bildpunktes von A nach B, und zwar so, daß jedem Punkt auf der Geraden K—J ein besonderer Bildpunkt entspricht. Verschiebt sich andererseits der Punkt J gegen L zu, so bleibt die Affektionsstelle im Ocellus dieselbe, während die des Facettenauges von P nach Q wandert. Hieraus ersieht man, daß bei einer bestimmten Lage des Objekts jeweils in den beiden Augen zwei ganz bestimmte Receptoren gereizt werden oder umgekehrt: werden in den beiden Augen zwei Partien von demselben Objekt aus afficiert, so muß sich auch das Objekt in einer ganz bestimmten Entfernung befinden. Diese Tatsache gibt die Möglichkeit an die Hand, durch Verkettung der Erregungen beider Augen eine Entfernungsreception entstehen zu lassen. Inwieweit die morphologischen Tatsachen eine derartige Verknüpfung wahrscheinlich erscheinen lassen, darauf werden wir später noch einzugehen haben. Zunächst sollen soweit als möglich die Konsequenzen aus dieser Hypothese gezogen werden. Zum Teil werden sie Forderungen an die Tatsachen darstellen, zum Teil werden sie uns bestimmte Beziehungen vermuten lassen, ohne daß

allerdings ein Nichtvorhandensein derselben ein Indizium gegen unsere Auffassung bedeutete. Werden aber auch solche Vermutungen bestätigt, so bieten sie eine willkommene Stütze.

In Punkt 1 haben wir der Vollständigkeit wegen eine Tatsache vorausgestellt, die zwar nicht als Konsequenz, vielmehr als einer der beiden Ausgangspunkte unserer Hypothese gelten kann. Es soll damit nur kurz darauf hingewiesen werden, daß bei der skizzierten Auffassung die experimentellen Ergebnisse leicht verständlich werden.

1. Die Elimination des Facettenauges muß auch die Funktion der Ocellen illusorisch machen.

2. Das gesamte Sehfeld der Ocellen muß innerhalb des Sehfeldes der Facettenaugen liegen.

Daraus folgt:

3. Ein mittlerer Ocellus kann nur vorhanden sein, wenn den Facettenaugen ein binokularer Sehraum zukommt.

Zu vermuten ist:

4. daß nur bei starker Ausbildung dieses binokularen Sehraumes der Facettenaugen mittere Ocellen auftreten,

5. daß da, wo nur 2 Ocellen vorhanden sind, die Ausdehnung der Sehfelder der beiden Arten von Augen nach vorn nicht allzu verschieden ist,

6. daß die Verknüpfung der Erregungen der Ocellen und der Facettenaugen auch im Verlauf der Nervenfasern im Gehirn zum Ausdruck kommt,

7. daß den guten Fliegern, die keine Ocellen besitzen (Sphingiden), ein anderes die Entfernungslokalisation begünstigendes Moment zukommt.

Es handelt sich nun darum, die in Punkt 2 bis 7 niedergelegten Forderungen resp. Vermutungen zu prüfen. Dazu ist eine genaue Kenntnis des Sehfeldes der Ocellen und der Facettenaugen nötig. Diese wird gewonnen mit Hilfe des Augenspiegels. Die geringen Dimensionen der zu beobachtenden Augen fordern beim Spiegeln das Vorsetzen einer Vergrößerungslinse.

Nicht alle mit Ocellen ausgestatteten Insecten sind zu einer derartigen Untersuchung geeignet. Grundbedingung ist, daß die Ocellen wenigstens in geringem Maße das eintretende Licht wieder zurückwerfen. Je stärker das Tapetum entwickelt ist, je intensiver die Ocellen infolge davon beim Spiegeln aufleuchten, mit um so größerer Präzision kann die Begrenzung eines Sehfeldes festgestellt werden. Sind schon durch das Nichtleuchten eine Reihe von Insecten-

gruppen aus der Untersuchung auszuscheiden (z. B. die Asiliden, die sehr schön entwickelte Ocellen besitzen), so wird die Zahl der günstigen Objekte noch weiter dadurch eingeschränkt, daß auch die Bestimmungen für das Facettenauge nur bei Vorhandensein einer Pseudopupille — leuchtend oder nichtleuchtend — einen vollständig befriedigenden Grad von Genauigkeit erreichen können. In einigen Fällen sind auch tote Museumsexemplare in den Bereich der Untersuchung mit einbezogen worden, jedoch nur dann, wenn einerseits unsere Bemühungen um lebendes Material erfolglos blieben, andrerseits aber besondere Verhältnisse doch wenigstens eine ungefähre Kenntnis der betreffenden Art als wünschenswert erscheinen ließen. Präzise Bestimmungen waren natürlich hier unmöglich, wo Leuchten und Pseudopupillen stets fehlten. In den Protokollen ist ausdrücklich gleich zu Anfang darauf hingewiesen, wo nur totes Material vorlag.

Das Verfahren mit dem Augenspiegel gestattet, das Sehfeld jedes Auges vollständig zu umgrenzen. Dennoch haben wir darauf verzichtet, eine derartige Untersuchung durchzuführen. Denn wenn wir auch die Peripherien der Sehfelder der verschiedenen Augen eines Tieres genau festgelegt hätten, so wäre uns doch nicht die Möglichkeit gegeben, ohne unverhältnismäßig großen Aufwand dem Leser das gewonnene Resultat klar zu vermitteln. Wir haben uns in Anbetracht dessen darauf beschränkt, die Spiegelung jeweils nur in 3 aufeinander senkrecht stehenden Ebenen vorzunehmen und zu notieren, welche Winkel die Sehfelder in diesen Ebenen besitzen. Die I. Spiegelung wurde jeweils in der Horizontalebene ausgeführt, wobei der Körper des Tieres so fixiert wurde, daß seine Längsachse in diese Ebene fiel. Die Nullstellung lag auf der Verlängerung der Körperachse nach vorn. Die Fig. CI (S. 611), die das Resultat einer solchen Untersuchung gibt, erläutert das Gesagte. Dehnt sich das Sehfeld des rechten Auges auch auf die linke Seite aus, so wird der betreffenden Gradzahl das Minuszeichen vorgesetzt. Es bedeutet also —20: das Sehfeld erstreckt sich 20° nach der entgegen gesetzten Seite. Das Gleiche gilt für die Spiegelung II.

Die II. Spiegelung fand in der Frontalebene statt. Es wurde also quer über den Rücken resp. Kopf gespiegelt. Die Nullstellung lag hierbei senkrecht über dem Tier. Man beachte Fig. CII.

Die III. Spiegelung begann mit der Nullstellung unter dem Kopf des Tieres senkrecht zur Längsachse und verlief von hier in der Median-sagittal-Ebene. Fig. CIII zeigt das Ergebnis einer der-

artigen Untersuchung. Erstreckte sich das Sehfeld über die Nullstellung nach unten hinten, so wurde der Gradzahl das Minuszeichen vorgesetzt. Die Fixierung der Tiere auf dem Apparat machte jedoch hier meist eine genaue Ablesung nach Minus hin unmöglich. Wir haben uns daher damit begnügt, in solchen Fällen nur die Ausdehnung über die Nullstellung hinaus anzudeuten, ohne aber genauere Angaben zu machen. In den Tabellen ist dies jeweils durch —? ausgedrückt. Größere Bedeutung kommt dem genauen Maße der Ausdehnung der Sehfelder nach unten hinten in unserer Betrachtung nicht zu.

Um diese Ablesungen mit Präzision vornehmen zu können, wurde das Tier jeweils auf einem kleinen Holzwürfel mit Plastilina in der Weise fixiert, daß die Längsachse des Körpers parallel lief der Fläche des Würfels, auf der das Tier gefesselt war, und auch parallel den seitlichen Außenkanten der betreffenden Fläche. Dabei war zu beachten, daß der Kopf frei über den Würfel hervorragen mußte, um ein Spiegeln von unten zu ermöglichen. Die Schwierigkeiten, die das Fixieren des Kopfes in Ruhelage an sich schon hat, wurden dadurch noch beträchtlich gesteigert. Dennoch erreichten wir meist auch hier unseren Zweck vermittels Plastilina. Der Holzwürfel mit dem darauf gefesselten Tier wurde nun auf eine runde, drehbare Scheibe gebracht, die am Rande mit einer Gradeinteilung versehen war. Eine Zunge, die unbeweglich über der Skala befestigt war, gestattete jeweils das Maß der Drehung der Scheibe in Graden abzulesen. Es war nun nur nötig, bei den 3 Spiegelungen den Würfel in entsprechender Weise der Scheibe aufzulegen und zwar bei I so, daß sich das Tier auf der nach oben schauenden Fläche befand; bei II mußte die Körperachse des Tieres senkrecht gestellt werden und bei III wieder wagerecht, doch in der Weise, daß der Rücken des Tieres nicht nach oben, sondern dem Spiegel zugekehrt war. Bei dieser Anordnung konnte der Spiegel, die Lichtquelle und die Vorsatzlinse bei I, II und III unverändert bleiben. Zu beachten ist jeweils, daß der Kopf des Tieres über den Mittelpunkt der Scheibe zu liegen kommt, damit bei den Drehungen die Augen nicht aus dem Bereich des vom Spiegel reflektierten Lichts sich entfernen. Überdies ist es Voraussetzung für eine präzise Gradbestimmung. Natürlich ist dies nie vollständig zu erreichen, und zwar wird das Maß der nicht zu umgehenden Abweichung durch die Größe des Augenabstandes gegeben. Doch bleiben die sich hieraus ergebenden Fehler in sehr geringen Grenzen.

Bevor wir zu den Protokollen übergehen, müssen wir noch ein Wort über das Spiegeln des toten Materials anfügen. Daß hier die Genauigkeit zu wünschen übrig läßt, haben wir bereits betont. Bei der Bestimmung des Sehfeldes der Ocellen haben wir uns, da ein Leuchten nicht vorhanden war, dadurch geholfen, daß wir das Auftreten und Verschwinden des Cornealreflexes bestimmten. Dies gibt ziemlich gut übereinstimmende Resultate, wenigstens bei Tieren mit gut entwickelten Corneallinsen; und nur solche wurden untersucht. Hierbei hat man sich vor einem Fehler zu hüten, in den man besonders bei den Objekten leicht verfällt, die eine stark gewölbte Cornea besitzen. Kommt man hier beim Spiegeln der Peripherie des Sehfeldes nahe, so verschwindet allmählich der Cornealreflex am Rande der Linse. Geht man nun weiter, so erscheint in vielen Fällen die Cornea sehr bald wieder hellgelb durchscheinend. Es könnte dies die Ansicht erwecken, daß man sich noch in dem Bereich des Sehfeldes befindet. In der Tat hat man dies aber schon überschritten, nachdem der Reflex verschwunden war. Das Hellwerden der Cornea beruht darauf, daß nun die Strahlen, die vom Spiegel ausgehen und die Cornea treffen, diese schräg durchsetzen und dann seitlich in die häufig gelb gefärbte Cuticula eindringen. Hier mögen sie teilweise reflektiert werden und so die durchsichtige Gelbfärbung der Cornea erklären. Diese Erscheinung ist natürlich auch beim Spiegeln lebender Tiere zu beobachten und daher zu berücksichtigen. Hier hat man erst das Leuchten der Ocellen. Darauf folgt bisweilen eine schmale dunkle Zone, in der die Strahlen auf das am Rande des Augenbechers angehäufte Pigment auffallen, und daran kann sich dann wieder ein Aufhellen der Linse anschließen.

Mißlicher als mit den Ocellen verhält es sich beim Spiegeln toter Tiere mit den Facettenaugen. Hier kann wohl auch der Cornealreflex die Grenze des Sehfeldes angeben; meist ist dies aber nicht der Fall, nämlich immer dann, wenn die Facettenkeile nicht senkrecht auf der Cornea aufsitzen. Wir finden wenig Augen, die auch in ihren Randpartien die senkrechte Einstellung der Ommen auf die Cornea beibehalten. Häufig ist die Abweichung von 90° recht beträchtlich. Durch diese Schrägeinstellung wird das Sehfeld um ein ganz Bedeutendes erweitert. Für diese Erweiterung gibt uns der Cornealreflex keinerlei Anhaltspunkte. Wir mußten daher zu etwas primitiven Mitteln greifen. Wir stellten bei einigen lebenden Tieren das Sehfeld der Facettenaugen durch die Pseudopupille fest. Dann bestimmten wir die Differenz, die wir erhielten, wenn wir bei der

Begrenzung des Sehfeldes nur den Cornealreflex berücksichtigten. Dabei fanden wir bei Libellen und Libellenlarven, daß im letzten Falle die Ausdehnung des Sehfeldes nach vorn um 30—55° zu klein bestimmt war. Für Heuschrecken verschiedener Art und Gattung ergaben sich Beträge, die meist zwischen 25° und 35° lagen, für Fliegen solche von 15—30°. Wir glaubten daher den Tatsachen am meisten gerecht zu werden, wenn wir bei den Spiegelungen die durch den Cornealreflex angegebene Grenze um 10—50° erweiterten, jedoch nur dann, wenn die Krümmung der Cornea gegen den Rand stark abnahm und dadurch eine intensive Schrägstellung der Facetten vermuten ließ. In den Protokollen wurde dann jeweils die gefundene Zahl und die hinzugefügte besonders angegeben in der Form wie: $-20 + (-30) = -50$. Dabei gibt —20 den durch den Cornealreflex bestimmten Wert, —30 die uns nach Maßgabe der peripheren Abflachung der Cornea notwendig erscheinende Ergänzung an. Die Fehlergrenze wird dadurch freilich schon recht hoch. Doch sind wir in der angenehmen Lage, unsere Schlüsse nicht auf diesen Daten aufbauen zu müssen. Wir geben sie nur als Ergänzung der an lebenden Tieren gewonnenen Resultate. Auch bei der Spiegelung lebender Tiere mußten wir in seltnen Fällen auf die angegebene Weise die Grenze des Sehfeldes abschätzen, nämlich dann, wenn die Pseudopupille nicht in jedem Bezirk des Auges zu sehen war. Es handelt sich hierbei meist um die nach oben stehenden Partien, die infolge ihrer veränderten Pigmentierung das Phänomen der Pseudopupille nicht in die Erscheinung treten lassen.

Wir schließen die Protokolle in einer Reihenfolge an, wie sie durch die übliche Systematik gegeben ist. Doch haben wir zunächst eine Trennung in zwei Teile vorgenommen, um die Untersuchungen an lebenden Tieren vollständig von denen an toten zu trennen.

Protokolle.

A. Spiegelung lebender Tiere.

Phyllodromia germanica.

2 Ocellen, leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide Ocellen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 60°.

Binokulares Sehfeld der Ocellen 60°.
Ocellus verschwindet hinter dem Facettenauge nach 70°.
Facettenauge verschwindet nach 180°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 40°.
Ocellen erscheinen am Rande der Facettenaugen gleich voll nach 40°.
Ocellen verschwinden nach 200°.
Binokulares Sehfeld der Ocellen nach unten 40°.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 40°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide Ocellen.
Facettenaugen sehen noch nach unten rückwärts.
Ocellen verschwinden nach 165°.
Facettenaugen verschwinden nach 270°.

Periplaneta orientalis.

2. Ocellen, leuchtend.

Randabflachung nach unten und nach oben.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide Ocellen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 15° (Reflex).
Binokulares Sehfeld der Ocellen 12°.
Ocellen verschwinden (nach beiden Seiten allmählich) nach 115°, bei nach unten gerichteten Fühlern.
Facettenaugen verschwinden nach 135° (nur nach einem schwachen Cornealreflex bestimmt).

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 40° (ungenau da kein Reflex und keine Pupille).
Ocellen erscheinen bei nach oben gerichteten Fühlern nach 75°, bei nach unten gedrückten Fühlern nach 60° (ganz schwach und allmählich).
Ocellen verschwinden nach 225°.
Binokulares Sehfeld der Ocellen nach unten 90°.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 90° (Reflex) + 20 = 110°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide Ocellen.
Facettenaugen sehen nach hinten, schätzungsweise 35°.
Ocellen sehen nach hinten 10°.
Ocellen verschwinden nach 100°.
Facettenaugen verschwinden nach 205°.

Mantis religiosa ♂.

3 Ocellen, leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Die 3 Ocellen; die beiden seitlichen etwas stärker leuchtend als der Medianocellus. Der Rand der Ocellen erscheint rot.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 64°.
Binokulares Sehfeld der seitlichen Ocellen 38°.
Seitlicher Ocellus verschwindet voll hinter dem Facettenauge nach 85°. Je nach der Fühlerstellung wird das Sehfeld an verschiedenen Stellen verdeckt.
Medianocellus verschwindet nach ± 45°. Fühlerstellung auf ihn kaum von Einfluß.
Facettenaugen verschwinden nach 135° (Reflex).

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide seitlichen Ocellen schwach.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 55°.
Seitlicher Ocellus der anderen Seite erscheint bei geringer Drehung als leuchtende Kappe, um sofort wieder zu verschwinden; der derselben Seite erscheint voll nach 50°; vor dem Aufleuchten geht eine ziemlich dunkelrote Kontur über die Linse.
Seitlicher Ocellus verschwindet nach 110° voll hinter den Facettenaugen; ist jedoch als helle Kappe über den Facettenaugen zu sehen bis zu 125°, wird wieder stärker leuchtend bis zu 150°, wo er von dem Fühler verdeckt wird.
Medianocellus erscheint (schwach leuchtend) bei 150° und verschwindet ebenso nach 170°.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten schätzungsweise 90° (keine Pupille und kein Reflex).

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Facettenaugen sehen nach unten und hinten.

Medianocellus erscheint nach 12°; verschwindet mit rotem Rand nach 110°.

Seitliche Ocellen erscheinen nach 20° (schwächer leuchtend als der Medianocellus); verschwinden nach 130° mit rotem Rand.

Facettenaugen verschwinden nach 260° (ungenau).

Mantis religiosa ♀.

3 Ocellen, leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Die 3 Ocellen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 95°.

Binokulares Sehfeld der seitlichen Ocellen 80°.

Seitliche Ocellen verschwinden nach 85° voll hinter den Facettenaugen. Kurze Zeit sind sie vorher von den Fühlern verdeckt.

Medianocellus verschwindet hinter der Fühlerwurzel nach 65°. Fühlerstellung hat keinen Einfluß auf sein Sehfeld.

Facettenaugen verschwinden nach 140°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Von den seitlichen Ocellen die Linse erkennbar.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 55°.

Seitliche Ocellen erscheinen leuchtend nach 25° (ungenau, da das Tier den Kopf ständig bewegt). Seitliche Ocellen verschwinden hinter dem Fühler nach 125°.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 100° (schätzungsweise).

III. Die folgenden Daten verstehen sich zur Nullstellung parallel zur Stirn.

Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Facettenaugen sehen nach unten und hinten.

Die 3 Ocellen erscheinen nahezu zu gleicher Zeit nach 40°. Hören gleichzeitig auf grell zu leuchten bei 140°.

Medianocellus noch sichtbar bis zu 180° (ungenau).

Seitliche Ocellen noch sichtbar bis zu 190° (ungenau).

Facettenaugen verschwinden bei 255° (schätzungsweise).

Decticus verrucivorus.

3 Ocellen, leuchtend.

Randabflachung nach vorn unten ziemlich stark.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 50° (Reflex) + 40° = 90°.

Medianocellus vollständig flach, deshalb in der Farbe und Intensität, solange er zu sehen ist, gleichbleibend; verschwindet nach ± 80°.

Laterale Ocellen erscheinen leuchtend nach 35°; verschwinden nach 165°.

Facettenaugen verschwinden nach 175°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 40°.

Laterale Ocellen erscheinen nach 20°; verschwinden nach 160°.

Medianocellus erscheint nicht leuchtend.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 20° (schätzungsweise, da hier nur Reflex).

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.

Facettenaugen sehen etwas nach unten hinten.

Medianocellus erscheint bei — 5°; verschwindet nach 145°.

Facettenaugen verschwinden nach 240°.

Laterale Ocellen werden nicht sichtbar.

Stenobothrus lineatus?

3 Ocellen, die lat. leuchtend.

Medianocellus vermutlich in Rückbildung und funktionslos, da nicht leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen noch vorn 30°.

Laterale Ocellen berühren sich mit ihren Sehfeldern bei nach unten geklappten Fühlern.

Laterale Ocellen verschwinden nach 115° voll hinter dem Facettenauge.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach hinten 20°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 65°.

Lateraler Ocellus erscheint nach 25° gleich voll und verschwindet nach 160°.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten nur einige Grade.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Facettenaugen sehen nach hinten.

Laterale Ocellen erscheinen nach 55°; man läuft an der Peripherie der Sehfelder beider entlang, ohne ein eigentliches Leuchten zu sehen; nach 130° leuchten sie etwas stärker und verschwinden nach 150°.

Facettenaugen sehen bis zu 270°.

Stenobothrus bicolor.

3 Ocellen, leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen, regionär verschiedenfarbiges Pigment.

Die 3 Ocellen schwach leuchtend, die beiden lateralen stärker als der Medianocellus.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 60°.

Medianocellus verschwindet bei $\pm 55°$.

Laterale Ocellen erscheinen voll nach 5°; verschwinden nach 130°. Stellung der Antennen hat normalerweise keinen Einfluß auf die Begrenzung der Sehfelder.

Facettenaugen verschwinden bei 190° (ohne Reflex und Pupille).

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach hinten schätzungsweise 20°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Die beiden seitlichen Ocellen noch schwach.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 100° (ungenau).

Laterale Ocellen verschwinden bei $\pm 155°$.

Fühlerstellung ohne Einfluß auf die Sehfelder der Ocellen.

Medianocellus erscheint nicht.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten $= 5°$.

III. Sichtbar: Facettenaugen.

Facettenaugen sehen nach unten und hinten.

Medianocellus erscheint nach 25° (schwach), verschwindet nach 142°.

Laterale Ocellen erscheinen bei normaler Fühlerstellung nach 110°, bei nach unten geklappten Fühlern nach 90° (schwach); verschwinden nach 197° (stark leuchtend).

Facettenaugen verschwinden nach 260°.

Platycleis sp. (*sepium?*).

3 Ocellen, leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Medianocellus zeigt keinen Glanz; er erscheint nur heller als das umgebende Chitin.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 40°.

Medianocellus verschwindet nach $\pm$ 50°.

Laterale Ocellen erscheinen nach 70° (ähnlich im Glanze dem Medianocellus); verschwinden hinter dem Thorax nach 160°.

Facettenaugen verschwinden bei 180°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 25°—30° (Reflex. Keine merkliche Randabflachung).

Medianocellus erscheint nach 140° und verschwindet immer nur schwach glänzend nach 200°. Man scheint gerade an seiner Peripherie entlang zu gehen.

Laterale Ocellen erscheinen nach 22° und verschwinden nach 70°.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 5°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen gerade noch nach unten sehend.

Medianocellus erscheint nach 12° (ungenau, da der Glanz sehr schwach); verschwindet nach 140°.

Laterale Ocellen erscheinen nicht.

Facettenaugen sehen bis zu 270°.

Parapleurus alliaceus.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Die 3 Ocellen; Medianocellus hat nur in seiner Mitte eine leuchtende Kappe.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 30° (Reflex) (Geringe Randabflachung) + 20 = 50°.

Facettenaugen verschwinden nach 180°.

Laterale Ocellen zum Teil durch die Fühler verdeckt. Bei gesenkten Fühlern ein binokulares Sehfeld von 20°.

Medianocellus verschwindet nach ± 50°.

Laterale Ocellen verschwinden nach 120°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide laterale Ocellen gerade noch.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 60°; nach unten 25° (schätzungsweise).

Seitliche Ocellen berühren sich gerade mit ihren Sehfeldern. Sie verschwinden nach 158°.

Medianocellus erscheint nach 130° und sieht direkt nach unten.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.

Facettenaugen sehen nach hinten.

Medianocellus erscheint bei — 20°; verschwindet nach 100°.

Lateraler Ocellus erscheint bei nach abwärts gerichteten Fühlern (schwach) nach 45°; bei normaler Fühlerstellung etwas später; verschwindet nach 185°.

Facettenaugen verschwinden nach 270°.

Oedipoda coerulescens.

3 Ocellen, leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Die 3 Ocellen; Medianocellus weißgelb.

Laterale Ocellen ohne intensiven Glanz.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen bei etwas gehobenem Kopf 50°.

Medianocellus verschwindet nach ± 50°.

Laterale Ocellen treffen sich mit ihrem Sehfelde gerade in der Mitte; verschwinden voll hinter dem Rande des Facettenauges nach 120°.

Facettenaugen verschwinden nach 170°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 24°.

Lateraler Ocellus erscheint voll nach 40°; verschwindet nach 165°.

Medianocellus erscheint nur vorübergehend und schwach bei 155°.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 15°—20° (kein Reflex und keine Pupille).

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.
Facettenaugen erscheinen bei —15°.
Medianocellus erscheint bei —18°.
Laterale Ocellen tauchen allmählich auf (29°), werden nie voll leuchtend und verschwinden bei 134°.
Medianocellus verschwindet nach 108°.
Facettenaugen verschwinden nach 270°.

Gryllus domesticus.

3 Ocellen, leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Die 3 Ocellen, mit schwachem Leuchten.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 100° (schätzungsweise).
Binokulares Sehfeld der lateralen Ocellen 55°.
Medianocellus verschwindet nach $\pm$ 55°.
Laterale Ocellen verschwinden nach 115° voll hinter dem Facettenauge.
Facettenaugen verschwinden bei 175°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide laterale Ocellen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 50°—55°.
Binokulares Sehfeld der lateralen Ocellen 60°.
Lateraler Ocellus verschwindet je nach der Stellung der Antenne hinter derselben nach 145°—155°.
Medianocellus zeigt großen Reflex ohne bestimmte Grenzen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 20°—25°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Facettenaugen sehen nach unten und hinten.
Medianocellus erscheint nach 55°; verschwindet nach 135°.
Laterale Ocellen erscheinen nach 90°; verschwinden nach 210°.
Facettenaugen verschwinden nach 270°.

Gryllus campestris.

2 laterale Ocellen, leuchtend.

Medianer Ocellus noch als heller Fleck sichtbar, doch funktionslos. Begründung hierfür siehe im Anhang.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide Ocellen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 60° (kein Reflex und keine Pupille).

Binokulares Sehfeld der Ocellen 64°.

Ocellen verschwinden nach 120° fast voll hinter dem Rande des Facettenauges.

Facettenauge verschwindet nach 150° (schätzungsweise).

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 15° (schwache Pupille).

Ocellen erscheinen nach 18°; verschwinden nach 135°.

Facettenauge verschwindet nach 165° (schätzungsweise).

III. Sichtbar: Schlechter Reflex auf den Facettenaugen.

Ocellen erscheinen nach 28°.

Facettenaugen erscheinen sicher ebenfalls bei 28°.

Ocellen verschwinden nach 160° (ganz allmählich).

Facettenaugen verschwinden nach 270° (schätzungsweise).

Gryllotalpa vulgaris.

2 Ocellen, leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide Ocellen.

Keine merkliche Randabflachung. Teilweise wird das binokulare Sehen durch die Fühler beeinträchtigt.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 80° (Reflex).

Binokulares Sehfeld der Ocellen 90°.

Ocellen verschwinden nach 125°.

Facettenaugen verschwinden nach 130°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 25°.

Ocellen leuchten intensiv bei 90°, verschwinden nach 150° (schätzungsweise).

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 50°—60° (schätzungsweise).

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Facettenaugen sehen noch nach hinten.

Ocellen verschwinden nach 30°, hören auf zu leuchten bei 140°.

Facettenaugen verschwinden nach 210° (schätzungsweise).

Die Spiegelung dieses Tieres ist mit sehr viel Schwierigkeiten verbunden, da es sich sehr ungebärdig verhält und sich vermöge seiner großen Kraft leicht losreißt. Die schätzungsweisen Bestimmungen sind infolgedessen an einem toten Exemplar gemacht.

Anabolia sp.

3 Ocellen, leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 60°.

Die beiden lateralen Ocellen durch die Antennen verdeckt; das Tier kann diese kaum so halten, daß der Ocellus von vorn sichtbar wird. Bei normaler Fühlerstellung erscheinen die lateralen Ocellen nach 35°; verschwinden nach 135°.

Medianocellus verschwindet nach $\pm$ 60°.

Facettenaugen verschwinden nach 170°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus schwach hell.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 30°.

Medianocellus verschwindet nach $\pm$ 15°.

Laterale Ocellen verschwinden nach 20°; verschwinden voll am hinteren Rande des Facettenauges nach 100°.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 25° (schätzungsweise).

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Facettenaugen sehen kaum nach hinten.

Medianocellus erscheint nach 85°, verschwindet nach 177°.

Laterale Ocellen erscheinen schwach leuchtend bei 155°, werden sofort noch schwächer und erlöschen ganz allmählich.

Facettenaugen verschwinden nach 270°.

Libellula flaveola.

3 Ocellen, leuchtend.

Geringe Randabflachung nach oben, vorn und unten.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus, stark leuchtend.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 30° (Reflex) + 20° = 50°.

Medianocellus verschwindet voll nach ± 70°.

Laterale Ocellen erscheinen nach 35°; verschwinden nach 70°, voll hinter dem Facettenauge.

Facettenaugen sehen nach hinten und haben hier noch ein kleines schlecht bestimmbares binokulares Sehfeld. Der Cornealreflex hört indessen schon früher auf.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 65° (Reflex) + 20° = 85°.

Medianocellus verschwindet nach ± 15°.

Laterale Ocellen erscheinen nach 15°, verschwinden nach 120°.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 60° (Reflex) + 20° = 80°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Facettenaugen sehen noch nach unten hinten.

Medianocellus erscheint nach 70°; verschwindet nach 160°.

Laterale Ocellen tauchen nicht auf.

Facettenaugen verschwinden nach 270°.

Aeschna cyanea.

3 Ocellen, leuchtend.

Medianocellus liegt in einer Vertiefung.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 70°.

Medianocellus infolge seiner vertieften Lage nicht sichtbar.

Laterale Ocellen erscheinen nach 60°; verschwinden nach 120° voll.

Facettenaugen sehen nach hinten, nur ist hier ihre Grenze infolge des hochgewölbten Thorax nicht zu bestimmen. Bei geringer Neigung nach vorn erreicht ihr binokulares Sehfeld schätzungsweise die Ausdehnung von 30°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide laterale Ocellen schwach.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 145°.

Laterale Ocellen haben ein ganz geringes binokulares Sehfeld; verschwinden nach 110°.

In der Gegend des Medianocellus ein flimmerndes Aufblitzen, kein eigentliches Leuchten.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 70°—75°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Facettenaugen sehen noch nach hinten.

Medianocellus erscheint schwach leuchtend bei 100° hinter dem Facettenauge, leuchtet nur kurze Zeit stärker (ungefähr 30° lang) und verschwindet allmählich bei 155°.

Laterale Ocellen erscheinen nach 160°, verschwinden nach 240°.

Facettenaugen verschwinden hinter dem Thorax nach 265°.

Anax formosus.

3 Ocellen, leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 130—140°.

Laterale Ocellen erscheinen nach 30°, verschwinden nach 105°.

Medianocellus zur Hälfte sichtbar, mäßig leuchtend, bei der Drehung stärker glänzend, verschwindet nach $\pm 80°$.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach hinten nicht zu bestimmen, da von dem Thorax verdeckt.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide lateralen Ocellen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben schlecht zu bestimmen, da die Augen aneinanderstoßen.

Binokulares Sehfeld der lateralen Ocellen 30°. Gegen den Rand zu nur schwaches rötliches Leuchten.

Laterale Ocellen verschwinden nach 110°.

Medianocellus erscheint schwach leuchtend bei $\pm 50^0$, nimmt an Glanz zu und verschwindet allmählich nach $\pm 75^0$.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 70^0.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Facettenaugen sehen nach unten hinten.

Medianocellus erscheint nach 95^0 schwach, leuchtet bald stärker, hört aber schnell wieder auf zu leuchten (115^0), obgleich die Linse noch länger sichtbar bleibt.

Laterale Ocellen erscheinen nach 160^0, verschwinden noch vor dem Facettenauge nach 215^0.

Facettenauge nach hinten durch den Thorax bei 260^0 verdeckt.

Agrion ornatum.

3 Ocellen, leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.

Binokulares Sehfeld des Facettenauges 60^0.

Medianocellus verschwindet nach $\pm 90^0$.

Laterale Ocellen tauchen auf nach 20^0, verschwinden nach 190^0.

Binokulares Sehfeld der lateralen Ocellen nach hinten 20^0.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach hinten 20^0.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 100^0 (kein Reflex und keine Pupille).

Medianocellus erscheint nach 38^0, man geht aber gerade an dem oberen Rande des Sehfeldes entlang und beobachtet nur ein unruhiges Aufblitzen.

Laterale Ocellen erscheinen nach 38^0; verschwinden voll hinter dem Facettenauge nach 70^0.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 90^0.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Facettenaugen sehen nach hinten.

Medianocellus erscheint nach 80^0; verschwindet nach 160^0.

Laterale Ocellen erscheinen nach 220^0; verschwinden nach 270^0.

Facettenaugen verschwinden nach 270^0.

Calopteryx splendens.

3 Ocellen, leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus stark leuchtend, laterale Ocellen gerade noch sichtbar.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach vorn 85°.
Medianocellus verschwindet bei ± 75°.
Laterale Ocellen erscheinen voll leuchtend nach 10°; verschwinden voll leuchtend nach 80°.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach hinten 25°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 30° (schätzungsweise).
Laterale Ocellen erscheinen nach 20°; verschwinden nach 85°.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 45°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Facettenaugen sehen nach hinten.
Medianocellus erscheint bei 60°; verschwindet nach 125°.
Laterale Ocellen erscheinen bei 80° (schwach) und verschwinden bei 90°.
Facettenaugen verschwinden nach 270°.

Lestes fusca.

3 Ocellen, leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.
Binokulares Sehfeld des Facettenauges nach vorn 80°.
Medianocellus verschwindet bei ± 85°.
Laterale Ocellen erscheinen bei 35°; verschwinden nach 170°.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach hinten 30°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
3 Ocellen sichtbar, aber nicht leuchtend.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 90°.
Laterale Ocellen werden leuchtend nach 55°; verschwinden voll leuchtend hinter dem Facettenauge nach 90°.
Medianocellus wird nach ± 63° bis zu ± 70° stark glänzend.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 80°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Facettenaugen sehen noch nach hinten.

Medianocellus erscheint nach 68°; verschwindet nach 140°.

Laterale Ocellen erscheinen stark leuchtend bei 205°; vorher geht man gerade an der Grenze ihrer Sehfelder entlang (siehe I) verschwinden nach 255°. Facettenaugen verschwinden bei 270°.

Ephemera sp.

3 Ocellen, leuchtend.

Vor dem Verschwinden der Ocellen läuft eine schwarze Pigmentkontur in der Drehrichtung über den Ocellus hinweg.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Die 3 Ocellen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach vorn 80°; nach hinten 65°.

Medianocellus verschwindet bei $\pm$ 55°.

Binokulares Sehfeld der lateralen Ocellen 45°; d. h. nach 5° verschwindet der Ocellus voll leuchtend, um erst wieder nach 25° voll zu erscheinen und nach 135° definitiv zu verschwinden.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 40°.

Laterale Ocellen erscheinen allmählich nach 50°; verschwinden am Vorderrande der Facettenaugen nach 105°.

Medianocellus erscheint nicht.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 20°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Facettenaugen sehen auch nach hinten.

Medianocellus erscheint nach 67°; verschwindet nach 117°.

Laterale Ocellen erscheinen nach 55°; verschwinden bei 67°; tauchen wieder auf nach 85°, um bei 115° definitiv zu verschwinden.

Die beiden lateralen Ocellen tauchen also 2mal auf und verschwinden 2mal. Dieses Verhalten erklärt sich aus der Zweiteilung des Tapetums (Link, p. 344).

Facettenaugen verschwinden nach 270°.

Hypnotranus concentricus?

3 Ocellen, leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 24°.
Medianocellus verschwindet nach ± 10°.
Laterale Ocellen erscheinen nach 40°; verschwinden nach 100°.
Facettenaugen verschwinden nach 180°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 25°.
Medianocellus ist gerade noch und nur für kurze Zeit sichtbar.
Laterale Ocellen erscheinen nach 70°; verschwinden hinter den Facettenaugen nach 87°.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 50°(schätzungsweise).

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Facettenaugen sehen nach hinten.
Medianocellus erscheint nach 60°; verschwindet nach 180°.
Laterale Ocellen nicht sichtbar.
Facettenaugen verschwinden nach 265°.

Panorpa communis.

3 Ocellen, leuchtend mit hellem nicht intensiven Glanze.
Geringe Randabflachung.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Die 3 Ocellen, der Mediane nur schwach.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 85° (ungenau).
Binokulares Sehfeld der lateralen Ocellen 75°.
Laterale Ocellen verschwinden schwächer leuchtend hinter dem vorderen Rande des Facettenauges nach 110°.
Medianocellus verschwindet nach ± 35°.
Facettenaugen verschwinden nach 160°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 60° (Reflex) (geringe Randabflachung) + 20 = 80°.

Laterale Ocellen erscheinen mit schwachem Glanze nach 30°, leuchten nur in der Mitte ihres Sehfeldes stärker und verschwinden nach 150°.

Medianocellus erscheint nach 160° schwach rötlich glänzend am Fühlergrunde und verschwindet nach 200° hinter der Fühlerwurzel. In der Mitte ist sein Leuchten etwas intensiver.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 70°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Facettenaugen sehen nach hinten.
Medianocellus erscheint nach 15°; verschwindet nach 95°.
Lateraler Ocellus erscheint nach 60°; verschwindet nach 155°.
Facettenauge verschwindet nach 235°.

Catocala nupta.

2 Ocellen, die weder leuchten noch glänzen, sondern immer dunkel erscheinen.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 65°.
Ocellen erscheinen nach 8°; verschwinden nach 115°.
Facettenaugen werden nach 140° von dem Thorax mit seiner hohen Behaarung verdeckt.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 10—15° (stark durch die Behaarung des Thorax eingeengt).
Ocellen erscheinen nach 65°; verschwinden nach 85° hinter dem Facettenauge.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 65°, durch den Rüssel unterbrochen.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Facettenaugen sehen nach hinten.
Ocellen erscheinen nach 65°; verschwinden nach 155°.
Facettenaugen verschwinden nach 190°, vom Thorax verdeckt.

Eristalis tenax.

3 Ocellen, nicht leuchtend, sondern nur einen hellen Schimmer zeigend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus schwach rötlich-gelben Schein zeigend.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 54°.

Medianocellus verschwindet nach $\pm 25^0$.

Laterale Ocellen werden sichtbar ohne zu leuchten nach 50^0; verschwinden nach 125^0.

Facettenaugen verschwinden nach 170^0.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Die 3 Ocellen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 70^0 (schätzungsweise).

Binokulares Sehfeld der lateralen Ocellen 25^0.

Medianocellus verschwindet nach $\pm 25^0$.

Laterale Ocellen verschwinden nach 85^0, noch ehe sie den Rand der Facettenaugen erreicht haben.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 30^0 (schätzungsweise).

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Facettenaugen sehen noch etwas nach hinten.

Medianocellus erscheint nach $80—85^0$; verschwindet nach 200^0 (schwer festzustellen, da nur ein ganz schwacher Schimmer vorhanden).

Laterale Ocellen erscheinen nach 125^0; verschwinden nach 220^0.

Facettenaugen verschwinden nach 250^0.

Paniscus sp.

3 Ocellen, meist hell, aber nicht leuchtend, nur an gewissen Stellen tritt ein Leuchten auf.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Die 3 Ocellen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 45^0.

Medianocellus hell, wird leuchtend nach 50^0, verschwindet nach 75^0.

Laterale Ocellen hell, aber nicht glänzend, werden leuchtend nach 50^0 und verschwinden nach 115^0.

Facettenauge verschwindet nach 160^0.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Laterale Ocellen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 55^0; nach unten 40^0.

Laterale Ocellen hellfarben, haben ein binokulares Sehfeld von 20°; d. h. der linke verschwindet bei + 10°, zu gleicher Zeit verschwindet auch der rechte. Dieser tritt dann nach 85° wieder auf, um nach 120° definitiv zu verschwinden (vermutlich durch die Nebenretina [Hesse] zu erklären).

Medianocellus erscheint hellfarben nach 85°, gleich darauf wird er leuchtend und plötzlich bei 133° völlig dunkel.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.

Facettenaugen sehen noch nach hinten.

Medianocellus hell, ohne zu leuchten, wird plötzlich schwarz nach 75°, wird wieder hell nach 147° und verschwindet gleich darauf bei 150°.

Laterale Ocellen werden gut sichtbar, sind aber schwarz nach 28°, werden hell bei 147°, bleiben es bis 190° und verschwinden schwarz nach 225°.

Facettenaugen verschwinden nach 225°.

Polistes gallica.

3 Ocellen, nicht leuchtend, nur matt gelbrot erscheinend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 70°.
Medianocellus verschwindet nach ± 65°.
Laterale Ocellen erscheinen nach 35°; verschwinden nach 110°.
Facettenaugen verschwinden nach 160°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Die 3 Ocellen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 45°.
Binokulares Sehfeld der lateralen Ocellen 45°.
Laterale Ocellen verschwinden nach 80°.
Medianocellus verschwindet nach ± 53°.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 25°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Facettenaugen sehen etwas nach hinten.
Medianocellus erscheint nach 65°; verschwindet nach 190°.
Laterale Ocellen erscheinen nach 105°; verschwinden nach 200°.
Facettenaugen verschwinden nach 230°.

Vespa crabro.

3 Ocellen, nicht leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Die 3 Ocellen. Vorderer Ocellus erscheint etwas leuchtend, die beiden lateralen nur hell.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 80° (Reflex) (geringe Randabflachung nach unten vorn) $+ 20^0 = 100^0$.

Binokulares Sehfeld der lateralen Ocellen 40°.

Nach 50° leuchten die lateralen Ocellen stark auf und verschwinden leuchtend hinter dem Facettenauge nach 80°.

Medianocellus zeigt ein in seiner Intensität ständig variierendes Leuchten; er verschwindet nach $\pm 65^0$.

Facettenauge verschwindet nach 100°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Die 3 Ocellen zeigen Cornealreflexe.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 40°.

Binokulares Sehfeld der lateralen Ocellen schlecht zu bestimmen, da die Linse derselben zunächst dunkel, dann hell, dann wieder dunkel erscheint (vermutlich durch die Nebenretina [Hesse] zu erklären).

Laterale Ocellen verschwinden nach 80° am oberen Rande des Facettenauges.

Medianocellus verschwindet nach 60°.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Medianocellus erscheint hell bei 85°, bei 170° wieder dunkel und verschwindet nach 225°.

Laterale Ocellen erscheinen nach 85° dunkel, werden hell bei 170° und verschwinden so bei 230°.

Facettenaugen verschwinden nach 240°.

Anthidium manicatum.

3 Ocellen, hellfarben.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen im unteren Teil des Auges 55°, im oberen 85° (Reflex), starke Randabflachung = 95° resp. 125°.

Medianocellus verschwindet nach $\pm 58^0$.
Laterale Ocellen erscheinen nach 10^0; verschwinden nach 65^0.
Facettenaugen verschwinden nach 165^0.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Die 3 Ocellen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben $65—70^0$.
Binokulares Sehfeld der lateralen Ocellen 75^0.
Medianocellus, schwachen Reflex zeigend, verschwindet nach $\pm 15^0$.
Laterale Ocellen verschwinden nach 70^0.
Facettenaugen verschwinden nach 180^0.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Facettenaugen sehen kaum nach hinten.
Medianocellus erscheint nach 80^0; verschwindet nach 115^0.
Laterale Ocellen erscheinen nach 90^0; verschwinden nach 130^0.
Bis zum Verschwinden der Facettenaugen 230^0.

Apis mellifica ♀.

3 Ocellen.

Randabflachung nach vorn und unten stark, nach oben und hinten schwach; nur Reflex, Werte nach histologischen Präparaten kontrolliert.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen $10^0 + 60^0 = 70^0$.
Medianocellus verschwindet nach ± 35; man geht der Peripherie entlang.
Lateralocellen erscheinen nach 45^0; verschwinden nach 75^0, hinter den Facettenaugen.
Facettenaugen verschwinden nach $125^0 + 15^0 = 140^0$.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen $40^0 + 30^0 = 70^0$.
Medianocellus verschwindet nach 30^0; nur peripher sichtbar.
Laterale Ocellen erscheinen nach 25^0; verschwinden voll hinter den sich an die Facettenaugen anschließenden Partien nach 75^0.

Facettenaugen verschwinden nach $160^0 + 30^0 = 190^0$; binokulares Sehfeld nach unten also 20^0.

III. Sichtbar:
Facettenaugen erscheinen nach $40^0 - 60^0 = -20^0$.
Medianocellus erscheint nach 90^0; verschwindet nach 180^0.
Laterale Ocellen erscheinen nach 185^0; verschwinden nach 215^0.
Facettenaugen verschwinden nach $220^0 + 15^0 = 235^0$.

Formica rufa ♀.

3 kleine Ocellen (schwach leuchtend).

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen. Keine Pseudopupille vorhanden. Randabflachung nach unten mäßig.
Medianocellus.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 15^0 (Reflex) $+ 20^0 = 35^0$.
Medianocellus verschwindet nach 25^0.
Laterale Ocellen erscheinen unbestimmt bei 8^0; verschwinden nach 58^0.
Facettenaugen verschwinden nach $120^0 + 10^0 = 130^0$.

II. Sichtbar:
Facettenaugen erscheinen nach 15^0 (Reflex) $- 10^0 = 5^0$.
Laterale Ocellen erscheinen nach 35^0; verschwinden nach 65^0.
Medianocellus erscheint nicht.
Facettenaugen verschwinden nach $130^0 + 15^0 = 145^0$.

III. Sichtbar:
Facettenaugen erscheinen nach $30^0 - 15^0 = 15^0$.
Medianocellus erscheint nach 30^0; verschwindet nach 120^0 (leuchtet in der Mitte weniger stark).
Laterale Ocellen erscheinen schwach nach 60^0; verschwinden nach 105^0.
Facettenaugen verschwinden nach $140^0 + 10^0 = 150^0$.
Laterale Ocellen nochmals sichtbar nach 130^0; verschwinden definitiv nach 150^0.

Pentatoma nigricorne.

2 Ocellen, mit ziegelrotem Glanze leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide Ocellen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 12°.
Binokulares Sehfeld der Ocellen 14°.
Ocellen erscheinen nach 55° am vollsten und verschwinden schwächer werdend bei 110° hinter dem Thorax.
Facettenaugen verschwinden nach 115°, sind aber nicht von dem Thorax begrenzt.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide Ocellen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 60°.
Binokulares Sehfeld der Ocellen ungefähr 70°—80°.
Ocellen verschwinden nach 104°.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 65°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Facettenaugen sehen nach hinten.
Ocellen erscheinen nach 75°; verschwinden bei 200°.
Facettenaugen verschwinden nach 200°.

Eurydema (Strachia) oleracea.

2 Ocellen, die ungespiegelt gelb erscheinen, beim Spiegeln ziegelroten Glanz zeigen.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide Ocellen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 35°.
Binokulares Sehfeld der Ocellen 40°.
Ocellen verschwinden nach 116°.
Facettenaugen verschwinden nach 116°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 40°.
Ocellen erscheinen nach 35°, verschwinden über dem Facettenauge nach 92°.
Binokulares Sehfeld des Facettenauges nach unten 75°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Ocellen erscheinen schwach leuchtend nach 72°; leuchten stärker und verschwinden nach 115°.
Facettenaugen verschwinden nach 200°.

Eurygaster maura var. picta.

2 Ocellen, schwach leuchtend.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 16°.
Ocellen erscheinen nach 13° mit rötlichem Lichte; verschwinden nach 104°.
Facettenaugen verschwinden nach 112°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 65°.
Ocellen erscheinen nach 50°; verschwinden voll nach 110°.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 65°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Facettenaugen erscheinen bei —40°.
Facettenaugen verschwinden nach 225°.
Ocellen erscheinen nicht.

Aelia pallida.

2 Ocellen mit rötlichgelbem mattem Glanze.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide Ocellen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 30° (schätzungsweise).
Binokulares Sehfeld der Ocellen 20°.
Ocellen verschwinden nach 105°.
Facettenaugen verschwinden nach 105°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide Ocellen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 10°—15° (schätzungsweise).
Binokulares Sehfeld der Ocellen 15°—20°.
Ocellen verschwinden nach 105°.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten = 0°.

III. Sichtbar:
Facettenaugen erscheinen nach wenigen Geraden.
Ocellen erscheinen bei gehobenem Kopf bei 78°; bei gesenktem Kopf schon etwas früher; verschwinden nach 240°.
Facettenaugen verschwinden nach 240°.

Tettigonia viridis ♀.

2 Ocellen, mit weißlichem Licht.

I. Sichtbar: Gerade noch beide Facettenaugen.

Sehfelder der Facettenaugen überkreuzen sich in der Mitte nicht wesentlich, 5°.

Ocellen erscheinen nach 40°; verschwinden nach 145°.

Facettenaugen verschwinden nach 150° (schätzungsweise).

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Ocellen werden gerade gestreift.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 30° (ungenau).

Ocellen erscheinen nach 5°; verschwinden noch voll hinter den Facettenaugen nach 90°.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 40°.

III. Sichtbar: Rand der Facettenaugen.

Ocellen erscheinen nach 115°, scheinen bei 175° wieder zu verschwinden (siehe II); später werden sie wieder deutlicher, um nach 190° definitiv zu erlöschen.

Facettenaugen sehen bis zu 230°.

B. Spiegelung toter Tiere.

Ameles nana.

3 Ocellen.

Randabflachung vorn und hinten stark. Kopfhaltung natürlich, d. h. Kinn stark an die Brust gezogen.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.

Sehfeld des Facettenauges $-25^0 + (-20^0) = -45^0$; binokulares Sehfeld also 90°.

Medianocellus verschwindet nach $\pm 50^0$ hinter der Fühlerbasis.

Laterale Ocellen erscheinen nach 15° (von der Fühlerbasis verdeckt); verschwindet voll hinter den Facettenaugen nach 90°.

Facettenaugen verschwinden nach $170^0 + 20^0 = 190^0$.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 70°.

Laterale Ocellen erscheinen bei 10°; verschwinden nach 70° voll hinter dem Facettenauge.

Sehfeld des Facettenauges nach unten $170^0 + 20^0 = 190^0$; binokulares Sehfeld also 20°.

III. Sichtbar:
Facettenaugen erscheinen nach $20^0 - 10^0 = 10^0$.
Medianocellus erscheint bei 25°; verschwindet nach 135°.
Facettenaugen verschwinden bei 270°.

Anthrenus pimpinellae.

1 Ocellus.

Randabflachung nach vorn oben ziemlich stark.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Ocellus.
Sehfeld des Facettenauges $-15^0 + (-25^0) = -40^0$. Binokulares Sehfeld also 80°.
Ocellus verschwindet nach $\pm 45^0$.
Facettenaugen verschwinden nach 85°.

II. Sichtbar:
Facettenaugen erscheinen bei $90^0 - 20^0 = 70^0$; verschwinden nach 180°—185°.
Ocellus erscheint nicht.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen schwach.
Ocellus erscheint nach 35°; verschwindet nach 125°.
Facettenaugen verschwinden nach 150°.

Atta sexdens ♂.

3 Ocellen.

Randabflachung.
Cornealreflex sehr schwach.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 55°.
Medianocellus verschwindet nach 45°.
Laterale Ocellen erscheinen bei 10°; verschwinden nach 95°.
Facettenaugen verschwinden nach 165° (schätzungsweise).

II. Sichtbar:
Laterale Ocellen erscheinen nach 10°; verschwinden nach 100°.
Medianocellus erscheint nicht.
Facettenauge erscheint nach 5° (schätzungsweise); verschwindet nach 195°; Binokulares Sehfeld nach unten 30°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Facettenaugen erscheinen bei — 45° (schätzungsweise).
Medianocellus erscheint nach 30°; verschwindet nach 110°.
Laterale Ocellen erscheinen nach 110°; verschwinden sofort wieder.
Facettenaugen verschwinden nach 160° (schätzungsweise).

Atta sexdens ♀.

3 Ocellen.

Randabflachung nicht nennenswert.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 15°.
Laterale Ocellen erscheinen nach 25°.
Medianocellus verschwindet nach ± 40°.
Laterale Ocellen verschwinden nach 97°.
Facettenaugen verschwinden nach 155°.

II. Sichtbar:
Facettenaugen erscheinen nach 20°.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 40°.
Laterale Ocellen erscheinen nach 12°; verschwinden bei 100°.
Medianocellus taucht überhaupt nicht auf.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Facettenaugen erscheinen bei — 45°.
Medianocellus erscheint nach 55°; verschwindet nach 115°.
Laterale Ocellen erscheinen nicht.
Facettenaugen verschwinden nach 160°.

Atta sexdens ♀.

Großer Soldat. 2 laterale Ocellen besitzen noch deutlich Linsen; Medianocellus liegt in einer Delle und zeigt nur eine sehr unscheinbare Linse.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Die 3 Ocellen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 35° (schätzungsweise).
Medianocellus verschwindet nach ± 35° (unsicher).
Binokulares Sehfeld der lateralen Ocellen 40° (unsicher).
Laterale Ocellen verschwinden nach 45° (sehr unsicher).
Facettenaugen verschwinden nach 135°.

II. Sichtbar:
Facettenaugen erscheinen nach 55°.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 30°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Facettenaugen erscheinen bei — 20°; verschwinden nach 110° (schätzungsweise).
Medianocellus erscheint nach 10°; verschwindet nach 80°.
Laterale Ocellen erscheinen nach 20°; verschwinden nach 100° (unsicher).

Atta gulosa?

3 Ocellen.

Randabflachung nach vorn und hinten oben mäßig stark. Etwas geneigte, natürliche Kopfhaltung.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellen.
Sehfeld des Facettenauges $-25+(-15)=-40°$; binokulares Sehfeld der Facettenaugen also 80°.
Medianocellus verschwindet bei ± 35°.
Laterale Ocellen erscheinen bei 35°; verschwinden nach 110°.
Facettenaugen verschwinden nach $130°+10°=140°$.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Sehfeld der Facettenaugen nach oben $-8+(-15)=-23°$; binokulares Sehfeld also 45°.

Laterale Ocellen erscheinen nach 15°; verschwinden nach 105°.
Facettenaugen verschwinden nach 140°.

III. Sichtbar: —
Facettenaugen erscheinen nach $70^0 - 15^0 = 55^0$.
Medianocellus erscheint bei 85°; verschwindet nach 140°.
Laterale Ocellen erscheinen nicht.
Facettenaugen verschwinden nach $205^0 + 10^0 = 215^0$.

Atta cephalotes ? ☿.

Keine Ocellen, stark gewölbte Facettenaugen ohne merkliche Randabflachung; Cornealreflex äußerst schwach.

I. Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 20°; sie verschwinden nach hinten bei 130°.

II. Facettenaugen erscheinen bei 25°; verschwinden bei 180°.

III. Facettenaugen sehen noch etwas nach unten hinten, verschwinden bei 130°.

Facettenaugen sehen also hauptsächlich nach unten, in der Richtung der Mandibeln.

Eciton coecum ♂.

3 Ocellen.

Randabflachung kaum merklich nach vorn und nach unten.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Die 3 Ocellen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 100°.
Binokulares Sehfeld der lateralen Ocellen 35°.
Medianocellus verschwindet nach $\pm 65^0$.
Laterale Ocellen verschwinden nach 135°.
Facettenaugen verschwinden nach 160°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Die 3 Ocellen (die lateralen berühren sich).
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 80°.
Binokulares Sehfeld der lateralen Ocellen 80°.
Medianocellus verschwindet nach $\pm 25^0$.

Laterale Ocellen verschwinden voll hinter den Facettenaugen nach 120°.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 10°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen (schwach).
Medianocellus erscheint nach 65°; verschwindet nach 185°.
Laterale Ocellen erscheinen nach 75°; verschwinden nach 235°.
Facettenaugen verschwinden hinter dem Rücken nach 250°.

Bei *Eciton coecum* ♀ sind keinerlei Augen zu finden.

Aenictus sp. ♂.

3 Ocellen.

Randabflachung nach vorn stärker; nach oben und hinten nur mäßig.

I. Sichtbar: —
Medianocellus.
Facettenaugen erscheinen nach 10° (Reflex) — 25° = — 15°; binokulares Sehfeld = 30°.
Medianocellus verschwindet nach ± 50°.
Laterale Ocellen erscheinen nach 20°; verschwinden nach 85° (ungenau).
Facettenaugen verschwinden nach 100° + 10° = 110°.

II. Sichtbar: Facettenaugen.
Laterale Ocellen.
Facettenaugen erscheinen 12° (Reflex) — 15° = — 3°; also binokulares Sehfeld 6°.
Binokulares Sehfeld der Ocellen 10°; verschwinden nach 90°.
Facettenaugen verschwinden nach 160° + 10° = 170°.

III. Facettenaugen erscheinen nach 35° (Reflex) — 15° = 20°; verschwinden nach 135°; tauchen wieder auf bei 205°; verschwinden wieder nach 220° (Reflex) + 20° = 240°.
Medianocellus erscheint nach 70°; verschwindet nach 155°.
Laterale Ocellen erscheinen nach 135°; verschwinden nach 230°.

Dorylus helvolvus ♂.

3 Ocellen.

Randabflachung nach vorn mäßig stark; nach oben und nach unten stärker.

I. Sichtbar: Medianocellus.

Facettenaugen erscheinen bei $+10^0$ (Reflex) $-20^0 = -10^0$; binokulares Sehfeld also 20^0.

Medianocellus verschwindet nach $\pm 65^0$.

Laterale Ocellen erscheinen nach 33^0; verschwinden nach 145^0.

Facettenaugen verschwinden nach $140^0 + 20^0 = 160^0$.

II. Sichtbar: —.

Facettenaugen erscheinen nach 30^0 (Reflex) $-30^0 = 0^0$.

Laterale Ocellen erscheinen nach 5^0; verschwinden voll am oberen Rande des Facettenauges nach 110^0.

Facettenaugen verschwinden nach $145^0 + 30^0 = 175^0$.

Medianocellus erscheint nicht.

III. Sichtbar: —.

Schon bei etwa 20^0 beginnt eine Andeutung des Cornealreflex über den Facettenaugen entlang zu laufen. Infolge der Randabflachung ist bei 20^0 binokulares Sehfeld anzunehmen. Cornealreflex tritt deutlich auf bei 105, bleibt aber stets am Rande und verschwindet wieder bei $130^0 + 30^0 = 160^0$.

Medianocellus erscheint bei 65^0; verschwindet nach 150^0.

Dorylus helvolvus ♀ ist blind.

Cicada fraxini.

3 Ocellen.

Facettenaugen haben sehr starke Randabflachung nach vorn und etwas weniger stark nach oben.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Medianocellus.

Sehfeld des Facettenauges $-5 + (-35) = -40^0$; binokulares Sehfeld also 80^0.

Seitliche Ocellen erscheinen nach 25^0; verschwinden nach 125^0.

Medianocellus verschwindet nach $\pm 85^0$.

Facettenaugen verschwinden nach 155^0.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide laterale Ocellen.

Sehfeld des Facettenauges nach oben $-10 + (-30) = -40^0$; binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben also 80^0.

Binokulares Sehfeld der lateralen Ocellen 60^0.

Laterale Ocellen verschwinden hinter den Facettenaugen nach 85°.
Sehfeld des Facettenauges nach unten 230° + 20° = 250°; binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten also 140°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Facettenaugen erscheinen bei — 50°.
Medianocellus erscheint nach 35°; verschwindet nach 175°.
Laterale Ocellen erscheinen nach 105°; verschwinden nach 220°.
Facettenaugen verschwinden nach 270°.

Ledra aurita.

2 Ocellen.

Randabflachung nach vorn und hinten stark.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide Ocellen.
Sehfeld des Facettenauges nach vorn + 15° — 30° = — 15°.
Binokulares Sehfeld also 30°.
Binokulares Sehfeld der Ocellen 50°.
Ocellen verschwinden nach 105°.
Facettenaugen verschwinden nach 150° + 30° = 180°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide Ocellen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 50°.
Binokulares Sehfeld der Ocellen 45°.
Ocellen verschwinden nach 110°.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 50°—60°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Facettenaugen erscheinen bei — 25°.
Ocellen erscheinen nach 60°; verschwinden bei 150°.
Facettenaugen verschwinden hinter den Vorsprüngen des Thorax nach 205°.

Triquetra bos (Fairmaire)

(in: Ann. Soc. entomol. [2], Vol. 4, p. 282).

2 Ocellen.

Randabflachung nach vorn unten und nach vorn oben ziemlich stark.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide Ocellen.
Sehfeld der Facettenaugen $-15^0 + (-20^0) = -35^0$.
Binokulares Sehfeld also 70^0.
Binokulares Sehfeld der Ocellen 30^0.
Ocellen verschwinden nach 85^0 hinter den Facettenaugen.
Facettenaugen verschwinden nach $135^0 + 10^0 = 145^0$.

II. Sichtbar: —
Facettenaugen erscheinen nach $90^0 - 20^0 = 70^0$; verschwinden bei $185^0 + 20^0 = 205^0$.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten also 50^0.
Ocellen erscheinen bei 100^0; verschwinden etwa bei 145^0; man geht nahe der Peripherie des Sehfeldes entlang.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Facettenaugen erscheinen nach $-20^0 + (-20^0) = -40^0$; verschwinden nach $110^0 + 20^0 = 130^0$.
Ocellen erscheinen bei 15^0; verschwinden bei etwa 115^0—125^0.

Phrictus diadema.

2 Ocellen.

Keine Randabflachung.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 30^0; wird beiderseits durch den Kopfaufsatz eingeengt.
Ocellen erscheinen hinter dem seitlichen Kopfvorsprung nach 8—10^0; verschwinden hinter dem Thorax nach 150^0.
Facettenaugen verschwinden nach 170^0.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach oben 60^0; wird beiderseits durch die seitlichen Vorsprünge des Kopfaufsatzes eingeengt.
Ocellen erscheinen hinter den Facettenaugen nach 35^0—40^0; verschwinden hinter dem unteren Rande des Kopfvorsprunges nach 165^0.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 15^0—20^0.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Ocellen erscheinen nicht.
Facettenaugen verschwinden nach 260^0.

Fulgora laternaria.

2 Ocellen.

Keine merkliche Randabflachung.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 8°.
Ocellen erscheinen nach 8°; verschwinden nach 160°.
Facettenaugen verschwinden nach 185°.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen, nach oben von einem Chitinzapfen eingeengt, 15—20°.
Ocellen erscheinen hinter den Facettenaugen nach 55°; verschwinden nach 170°.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 20°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Facettenaugen erscheinen bei —15°, verschwinden bis auf eine kleine Kappe bei 70°, erscheinen wieder ganz bei 85° und verschwinden nach 260°.
Ocellen nicht sichtbar.

Hotinus candelarius.

2 Ocellen.

Nach vorn ganz geringe Randabflachung.

I. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Beide Ocellen.

Binokulares Sehfeld der Facettenaugen 10°.
Binokulares Sehfeld der Ocellen 8—10°.
Ocellen verschwinden nach 145° zwischen der Antenne und dem Thorax.
Facettenauge verschwindet nach 155° hinter den gespreizten Flügeln des Tieres.

II. Sichtbar: Beide Facettenaugen.
Binokulares Sehfeld derselben nach oben 85°.
Ocellen erscheinen nach 45°; verschwinden nach 175°.
Binokulares Sehfeld der Facettenaugen nach unten 30°.

III. Sichtbar: Beide Facettenaugen.

Facettenaugen erscheinen bei -15^0; verschwinden nach 255^0.

Ocellen erscheinen nach 45^0; verschwinden hinter dem Rande des Facettenauges nach 130^0.

Wir glauben durch diese Spiegelungen genügend Material gewonnen zu haben, um zur Betrachtung der zu Anfang dieses Kapitels (S. 556) aufgestellten Forderungen und Vermutungen übergehen zu können. Der erste Punkt bedurfte, wie wir oben auseinandergesetzt haben, keiner besonderen Erörterung. Wir gehen gleich zu dem zweiten über. Er lautet: Das gesamte Sehfeld der Ocellen muß innerhalb der Facettenaugen liegen.

Um uns die Kontrolle unserer Untersuchungsergebnisse zu erleichtern, wird es gut sein, diese tabellarisch geordnet vorzuführen. Tabelle 1 gibt uns in 3 Rubriken, I, II und III, die Ausdehnung der Sehfelder wieder, wie sie sich bei den 3 Spiegelungen ergeben hat. Und zwar finden wir für jedes Tier zu oberst angegeben die Facettenaugen (abgekürzt F.), dann folgt l. O. = lateraler Ocellus. — Bei Spiegelung I und II sind natürlich immer nur für den Ocellus und das Facettenauge einer Seite die Zahlen angegeben. — Und in der untersten Reihe finden wir die Angaben, die sich auf den Medianocellus (M. O.) beziehen, sofern ein solcher vorhanden. Zahlen, die infolge ungünstiger Verhältnisse beim Spiegeln nur ungefähre Werte darstellen können, sind mit einem Sternchen bezeichnet. Ist bei einer Spiegelung ein Ocellus nicht sichtbar geworden, so findet sich in dessen Rubrik ein Strich. Schließlich haben wir auf dieser Tabelle auch die Fälle eingetragen, wo die lateralen Ocellen nach vorn durch die Fühler bei normaler Haltung verdeckt werden. Es ist dies jeweils durch den Buchstaben A rechts außen in der betreffenden Spalte angegeben. Wir werden später sehen, daß dies einiges Interesse für unsere Frage hat.

Es folgen in der Tabelle erst die lebend untersuchten Tiere; und diese sind wieder geteilt in solche mit 3 Ocellen, die wir vorangestellt haben, und solche mit 2 Ocellen.

Tabelle 1. Durch Spiegelung lebender Tiere gewonnene Maße.
Tiere mit 3 Ocellen.

	Ausdehnung der Sehfelder bei			
	Spiegelung I	Spiegelung II	Spiegelung III	
	Grad	Grad	Grad	
1. *Mantis religiosa* ♂	F. —32 bis 135 l. O. —19 „ 85 M. O. —45 „ 45	—27 bis 230* 50 „ 150 150 „ 170	—? bis 260* 20 „ 130 12 „ 110	A.
2. *Mantis religiosa* ♀	F. —47 bis 140 l. O. —40 „ 85 M. O. —65 „ 65	—27 bis 225 25 „ 125 —	—? bis 255* 40 „ 190 40 „ 180	A.
3. *Decticus verrucivorus*	F. —45* bis 175 l. O. —35 „ 165 M. O. —80 „ 80	—20 bis 190* 20 „ 160 —	—? bis 240 — —? „ 145	
4. *Stenobothrus bicolor*	F. —30 bis 190* l. O. +5 „ 150 M. O. —55 „ 55	—50* bis 185 0 „ 155 —	—? bis 260 110 „ 197 25 „ 142	
5. *Platycleis sp.*	F. —20 bis 180 l. O. 70 „ 160 M. O. —50 „ 50	—15* bis 182 —22 „ 70 140 „ 200	0 bis 270 — 12 „ 140	
6. *Parapleurus alliaceus*	F. 25* bis 180 l. O. —10 „ 120 M. O. —50 „ 50	—30* bis 195* 0 „ 150 130 „ 180	—? bis 270 45 „ 185 —20 „ 100	A.
7. *Oedipoda coerulescens*	F. —25 bis 170 l. O. 0 „ 120 M. O. —50 „ 50	—12 bis 190* 40 „ 165 155	—15 bis 270 +29 „ 134 —18 „ 108	
8. *Gryllus domesticus*	F. —50* bis 175 l. O. —28 „ 115 M. O. —55 „ 55	—25 bis 190 —30 „ 150 —	—? bis 270 90 „ 210 55 „ 135	A.
9. *Anabolia sp.*	F. —30 bis 170 l. O. 35 „ 135 M. O. —60 „ 60	—15 bis 195* 20 „ 100 —15 „ 15	0 bis 270 155 „ 160 85 „ 177	A.
10. *Libellula flaveola*	F. —25* bis 185* l. O. 35 „ 70 M. O. —70 „ 70	42* bis 220* 15 „ 120 —15 „ 15	—? bis 270 — 70 „ 160	
11. *Aeschna cyanea*	F. —35 bis 195* l. O. 60 „ 120 M. O. —	—73 bis 215 —5 „ 110 —	—? bis 265 160 „ 240 100 „ 155	
12. *Anax formosus*	F. —70 bis üb. 180 l. O. +30 „ 105 M. O. —80 „ 80	—? bis 215 —15 „ 110 50 „ 75	—? bis 260 160 „ 215 95 „ 115	

	Ausdehnung der Sehfelder bei		
	Spiegelung I	Spiegelung II	Spiegelung III
	Grad	Grad	Grad
13. *Agrion ornatum*	F. —30 bis 190 l. O. 20 „ 190 M. O. —90 „ 90	—50* bis 225 38 „ 70 38 „ 38	—? bis 270 220 „ 270 80 „ 166
14. *Calopteryx splendens*	F. —42 bis 195 l. O. 10 „ 80 M. O. —75 „ 75	—15* bis 203 20 „ 85 —	—? bis 270 80 „ 90 60 „ 125
15. *Lestes fusca*	F. 40 bis 195 l. O. 35 „ 170 M. O. +85 „ —85	—45 bis 220 55 „ 90 65 „ 70	—? bis 270 205 „ 255 68 „ 140
16. *Ephemera sp.*	F. —40 bis 213 l. O. —20 „ 135 M. O. +55 „ 55	—20 bis 190 50 „ 105 —	—? bis 270 55 „ 115 67 „ 117
17. *Hypnotranus concentricus*	F —12 bis 180 l. O. 40 „ 100 M. O. —10 „ 10	—12 bis 205* 70 „ 87 ±0	—? bis 265 — 60 „ 180
18. *Panorpa communis*	F. —45 bis 160 l. O. —38 „ 110 M. O. —35 „ 35	—40* bis 215 30 „ 150 160 „ 200	—? bis 235 60 „ 155 15 „ 95
19. *Eristalis tenax*	F. —27 bis 170 l. O. 50 „ 125 M. O. —25 „ 25	—35* bis über 180 —13 „ 85 —25 „ 25	—? bis 250 125 „ 220 80 „ 200
20. *Paniscus sp.*	F. —23 bis 160 l. O. 50 „ 115 M. O. +50 „ 75	—28 bis 200 —10 „ 120 85 „ 133	—? bis 225 28 „ 190 75 „ 150
21. *Polistes gallica*	F. —35 bis 160 l. O. 35 „ 110 M. O. —65 „ 65	—22 bis 192 —22 „ 80 —53 „ 53	—? bis 230 105 „ 200 65 „ 190
22. *Vespa crabro*	F. —50* bis 100 l. O. —20 „ 80 M. O. —65 „ 65	—20 bis über 180 —? „ 80 —60 „ 60	—0 bis 240 85 „ 230 85 „ 170
23. *Anthidium manicatum*	F. —60* bis 165 l. O. 10 „ 65 M. O. —58 „ 58	—35 bis 180 —38 „ 70 —15 „ 15	—0 bis 230 90 „ 130 80 „ 115
24. *Apis mellifica*	F. —35* bis 140* l. O. 45 „ 75 M. O. —35 „ 35	—35* bis 190* 25 „ 75 —30 „ 30	—20* bis 235* 185 „ 215 90 „ 180
25. *Formica rufa* ☿	F. —18* bis 130* l. O. 8 „ 58 M. O. —25 „ 25	+50* bis 140* 35 „ 65 —	15* bis 150 60 „ 105 30 „ 120

	Ausdehnung der Sehfelder bei		
	Spiegelung I	Spiegelung II	Spiegelung III
Tiere mit 2 Ocellen.			
26. *Phyllodromia germanica*	Grad F. —30 bis 180 l. O. —30 „ 70	Grad —20 bis 200 40 „ 200	Grad —10 bis 270 —13 „ 165
27. *Periplaneta orientalis*	F. —7 bis 135* l. O. —6 „ 115	—20 bis 235 75 „ 225	—35 bis 205 —10 „ 100
28. *Stenobothrus lineatus*	F. —30 bis 190 l. O. 0 „ 115	—33 bis 185* 25 „ 160	—? bis 270 55 „ 155
29. *Gryllus campestris*	F. —30* bis 150* l. O. —32 „ 120	—6 bis 165* 18 „ 135	sicher von 28 bis 270* 28 bis 160
30. *Gryllotalpa vulgaris*	F. —40* bis 130 l. O. —45 „ 125	—13 bis 210* 90 „ 150	—? bis 210* 30 „ 140
31. *Catocala nupta*	F. —32 bis 140 l. O. 8 „ 115	—7 bis 212 65 „ 85	—? bis 190 65 „ 155
32. *Pentatoma nigricorne*	F. —6 bis 115 l. O. —7 „ 110	—30 bis 215 —37 „ 104	—? bis 200 75 „ 200
33. *Eurydema (Strachia) oleracea*	F. —17 bis 116 l. O. —20 „ 116	—20 bis 218 35 „ 92	0 bis 200 72 „ 115
34. *Eurygaster maura var. picta*	F. —8 bis 112 l. O. 13 „ 104	—32 bis 213 50 „ 110	—40* bis 225 —
35. *Aelia pallida*	F. —15* bis 105 l. O. —10 „ 105	7* bis 180 15 „ 105	+5 bis 240 78 „ 240
36. *Tettigonia viridis*	F. —2 bis 150* l. O. 40 „ 145	—15 bis 200 5 „ 90	—? bis 230 115 „ 190
Durch Spiegelung toter Tiere gewonnene Maße.			
Tiere mit 3 Ocellen.			
37. *Ameles nana*	F. —45* bis 190* l. O. 15 „ 90 M. O. —50 „ 50	—35 bis 190* 10 „ 70 —	10* bis 270 — 25 „ 135
38. *Atta sexdens* ♂	F. 28 bis 165* l. O. 10 „ 95 M. O. —45 „ 45	5* bis 195 10 „ 100 —	—45* bis 160* 110 30 bis 110

	Ausdehnung der Sehfelder bei		
	Spiegelung I	Spiegelung II	Spiegelung III
	Grad	Grad	Grad
39. *Atta sexdens* ♀	F. —7 bis 155 l. O. 25 „ 97 M. O. —40 „ 40	20 bis 200 12 „ 100 —	—45 bis 160 — 55 „ 115
40. *Atta sexdens* ☿	F. —17* bis 135 l. O. —20 „ 45 M. O. —35 „ 35	55 bis 195 — —	—20* bis 110* 20 „ 100 —10 „ 80
41. *Atta gulosa*?	F. —40* bis 140* l. O. 35 „ 110 M. O. —35 „ 35	—23* bis 140 15 „ 105 —	55* bis 215* — 85 „ 140
42. *Atta cephalotes*? ☿	F. —10 bis 130 — —	25 bis 180 — —	—0 bis 130 — —
43. *Eciton coecum* ♂	F. —50 bis 160 l. O. —17 „ 135 M. O. —65 „ 65	—40 bis 185 —40 „ 120 —25 „ 25	—5 bis 258 75 „ 235 65 „ 185
44. *Aenictus sp.*	F. —15* bis 110* l. O. 20 „ 85 M. O. —50 „ 50	—30* bis 170* —5 „ 90 —	20* bis 240* 135 „ 230 70 „ 155
45. *Dorylus helvolvus* ♂	F. —10* bis 160* l. O. 33 „ 145 M. O. —63 „ 63	0* bis 175* 5 „ 110 —	20 bis 160 — 65 „ 150
46. *Cicada fraxini*	F. —40* bis 155 l. O. 25 „ 125 M. O. —85 „ 85	—40* bis 250* —30 „ 85 —	—50 bis 270 105 „ 220 35 „ 175
Tiere mit 2 Ocellen.			
47. *Ledra aurita*	F. —15* bis 180* l. O. —25 „ 105	—25 bis 210 —22 „ 110	—25 bis 205 60 „ 150
48. *Triquetra bos*	F. —35* bis 145* l. O. —15 „ 85	70* bis 205* 100 „ 145	—40* bis 130* 15 „ 120
49. *Phrictus diadema*	F. —15 bis 170 l. O. 8 „ 150	—30 bis 190 35 „ 165	—8 bis 260 —
50. *Fulgora laternaria*	F. —4 bis 185 l. O. 8 „ 160	—70 bis 190 35 „ 170	—15 bis 260 —
51. *Hotinus candelarius*	F. —5 bis 155 l. O. —5 „ 145	—43 bis 195 45 „ 175	—15 bis 255 45 „ 130

	Ausdehnung der Sehfelder bei		
	Spiegelung I	Spiegelung II	Spiegelung III
Tiere mit 1 Ocellus.			
52. *Anthrenus pimpinellae*	F. —40° bis 85 l. O. —45 „ 45	+70° bis 180 —	0 bis 150 35 „ 125

In dieser Tabelle ist *Stenobothrus lineatus* und ebenso *Gryllus campestris* den Tieren mit 2 Ocellen eingereiht, da bei beiden der Medianocellus eine so minimale Ausbildung erfährt, daß man nicht erwarten kann, daß er noch seiner ursprünglichen Funktion in vollem Umfange nachkommt. Eine Bestimmung seines Sehfeldes war uns in beiden Fällen unmöglich.

Die Tabelle zeigt uns, daß die erste Forderung überall erfüllt ist, wenn wir von einer einzigen Ausnahme absehen, auf die wir später noch zurückzukommen haben, da sie uns die Regel aufs klarste zu bestätigen scheint. Wenn wir diesen einen Fall vorläufig außer acht lassen, so hat die Untersuchung uns kein Tier kennen gelehrt, bei dem das Sehfeld der Ocellen an irgendeiner Stelle, die durch unsere Messungen kontrolliert wurde, außerhalb des Sehfeldes der Facettenaugen zu liegen kam. Man wird uns entgegnen, daß hierin insofern kein schwerwiegender Beweis liegt, als die Facettenaugen doch in vielen Fällen ein nahezu umfassendes Sehfeld besitzen, so daß die Möglichkeit, daß die Ocellensehfelder außerhalb desselben zu liegen kommen, an sich schon äußerst gering ist. Dies trifft wohl für viele Fälle zu, und wir sehen daher in diesen Daten weniger einen Beweis für unsere Ansicht als vielmehr die Erfüllung einer Voraussetzung, die unsere Hypothese erst diskutabel macht.

Wenn wir die Tabelle übersehen, so finden wir aber doch eine Reihe von Fällen, wo die Facettenaugen nach der einen oder der anderen Richtung hin eine Einschränkung erfahren haben; und wenn wir dann hier konstatieren, daß auch die Ocellen-Sehfelder nach dieser Richtung hin keine Ausdehnung besitzen, während vielleicht bei nahe verwandten Arten die Sehfelder beider Augen nach dieser Seite hin wohlentwickelt sind, so liegen hierin schon Hinweise positiver Natur. Wir lassen hier die Namen der Tiere folgen, deren Ocellen direkt nach oben zu sehen vermögen: *Gryllus domesticus*, *Anax formosus*, *Aeschna cyanea*, *Paniscus*, *Polistes gallica*, *Vespa crabro*,

Anthidium manicatum, *Eristalis tenax*, *Eciton coecum* ♂, *Aenictus sp.* ♂, *Cicada fraxini*, *Pentatoma nigricorne*, *Ledra aurita*, *Aelia pallida*. Es lehrt uns diese Reihe, daß die Stellung der Ocellen in vielen Fällen eine derartige ist, daß ihre Sehfelder sich nach oben überdecken. Wenn zwischen Ocellen und Facettenaugen nicht eine bestimmte Beziehung bestände, so müßten wir wohl erwarten, daß auch bei solchen Tieren, deren Facettenaugen nicht direkt nach oben zu sehen vermögen, sich welche finden, deren Ocellen ein binokulares Sehfeld nach oben besitzen. Dies trifft aber nirgends zu. Am deutlichsten wird dies bei *Triquetra bos*. Hier sitzen die Facettenaugen unter starken Hörnern, die ihr Sehfeld wesentlich nach oben hin einschränken (Fig. H II u. III S. 616). Die Ocellen dagegen liegen frei auf der Stirnfläche. Säßen sie dieser senkrecht auf, so würde sich ihr Sehfeld weiter nach oben ausdehnen als das der Facettenaugen. Dies finden wir verhindert durch eine Schrägstellung und zwar so, daß die optische Achse nach seitlich unten zeigt. Auf diese Weise ergeben sich Maße, die vollständig unseren Forderungen entsprechen. Bei der Spiegelung II gelangt man in den Bereich des Facettenauges erst nach 70°, eine ganz abnorm hohe Zahl, in den Bereich der Ocellen nach 100°, ein ebenso ungewöhnlicher Befund. Bei der Spiegelung III verschwinden die Facettenaugen bereits wieder nach 130°, die Ocellen nach 120°, beides ebenfalls Werte, die unter der Norm bleiben. Wir haben demnach hier eine Einengung des Facettenauges durch die eigentümliche Kopfform und zugleich eine von der Norm abweichende Einstellung der Ocellen derart, daß — oder im Sinne unserer Hypothese gesprochen — damit ihre Sehfelder dieselbe Einengung erfahren.

Wir könnten noch darauf hinweisen, daß ein Sehen der Ocellen nach unten hinten immer nur da gefunden wird, wo auch von den Facettenaugen dieser Raum beherrscht wird. Es zeigt dies Spiegelung III in Tabelle 1. Ferner, daß nur in wenigen Fällen, nämlich bei *Agrion ornatum*, bei *Phyllodromia germanica* und bei *Periplaneta orientalis*, ein binokulares Sehfeld der Ocellen nach hinten gefunden wurde und daß bei denselben Tieren auch den Facettenaugen ein binokulares Sehfeld nach hinten von genau derselben oder wenig größeren Ausdehnung zukommt.

Wir werden im Zusammenhang mit der ersten Forderung nun noch die Erscheinung zu behandeln haben, daß die Hauptsehachse des Facettenauges und die Blicklinie der lateralen Ocellen nach ungefähr derselben Richtung weisen. Man könnte uns ja entgegenhalten:

die Ocellen haben im Verhältnis zu den Facettenaugen ein Sehfeld von mäßiger Ausdehnung, und zwar erstreckt sich dies im großen ganzen nach vorn, nach oben und nach der Seite. Mithin sehen nach vorn seitlich nur periphere Teile der Ocellen-Retina. Die zentralen Teile aber, die wir allem nach als die Stelle deutlichsten Sehens ansprechen dürfen, sehen schon ziemlich stark nach oben, schätzungsweise 45°. Wenn nun — so könnte man schließen — beide Augen zusammenarbeiten müssen, so wäre zu erwarten, daß die Stelle deutlichsten Sehens dahin gekehrt wäre, wohin auch die Hauptachse des Facettenauges zeigt, und dies ist in den meisten Fällen nach der Seite, mit mäßiger Abweichung nach vorn oben. Wir würden in diesem Einwande keine Gefahr für unsere Hypothese erblicken, auch wenn eine derartige Divergenz der beiden Augenachsen bestände. Die Unhaltbarkeit einer derartigen Annahme war aber für uns Veranlassung darauf einzugehen. Wenn wir nämlich beim Spiegeln beispielsweise feststellen, daß der Ocellus bei — 5° erscheint und bei 95° verschwindet, so ist damit noch nicht gesagt, daß für die Blicklinie die Mitte, also 45°, in Betracht kommt. Wir hatten in den meisten Fällen angegeben, daß der Ocellus hinter den Facettenaugen verschwindet, und häufig hatten wir besonders betont „mit vollem Leuchten". Es würde dies für obiges Beispiel aussagen, daß wir uns noch nicht außerhalb der Stelle deutlichsten Sehens befinden, bei 95°, also im Moment, wo der Ocellus hinter dem Facettenauge verschwindet. Da aber sowohl bei Spiegelung I als auch bei Spiegelung II dieses Verschwinden bei ungefähr 90° stattfindet, so ergibt sich, daß die Stelle deutlichsten Sehens bei den lateralen Ocellen annähernd nach der Richtung sieht, in die die Hauptachse des Facettenauges hinweist.

Zur besseren Kontrolle des Gesagten folgt auf nächster Seite eine Zusammenstellung, die die Tiere berücksichtigt, bei denen das Verschwinden des Ocellus hinter dem Facettenauge mit vollem Leuchten besonders deutlich ist. Es sind die Gradzahlen, wann dies stattfindet, beigefügt, und zwar bezieht sich Rubrik I auf Spiegelung I, Rubrik II auf Spiegelung II. Die Tabelle zeigt deutlich einen Mittelwert von 90°.

Daß der enge funktionelle Konnex der beiden Augenarten sich auch in ihrer Stellung äußert, haben wir bereits gesehen. Am klarsten tritt dieser Zwang, den die Facettenaugen auf die Ocellen ausüben, bei den Formen zutage, deren Kopf durch eigentümliche Fortsätze eine möglichst abweichende Gestaltung erfahren hat. So haben wir

	I	II
	Grad	Grad
Phyllodromia germanica	70	—
Gryllus domesticus	115	—
Gryllus campestris	120	—
Mantis religiosa ♂	85	110
Mantis religiosa ♀	85	—
Oedipoda coerulescens	120	—
Anabolia	—	100
Aeschna cyanea	120	—
Calopteryx splendens	80	—
Lestes fusca	—	90
Agrion ornatum	—	70
Ephemera	—	105
Catocala nupta	—	85
Apis mellifica	—	75
Vespa crabro	80	—
Tettigonia viridis	—	90
Ameles nana	90	70
Eciton coecum ♂ } tot gespiegelt	—	120
Dorylus helvolvus ♂ }	—	110

uns aus diesem Grunde schon mit *Triquetra bos* näher beschäftigt. Wir werfen nun noch einen Blick auf die bizarrste aller derartiger Formen, auf *Fulgora laternaria.* Wenn wir finden, daß hier die Ocellen dicht neben den Facettenaugen sitzen (Fig. B) (unter dem Stachel, dem Facettenauge dicht angeschmiegt), während sie bei anderen Tieren oft in beträchtlicher Entfernung hiervon sich finden — wir verweisen auf die Figur von *Triquetra bos* (S. 616) — so erhebt sich die Frage, wie es kommt, daß hier auf

Fig. B.
Kopf von *Fulgora laternaria.* Schräg von vorn gesehen.

dem ungeheueren Kopfe die Ocellen nicht eine solche Stellung besitzen, die ihnen einen möglichst großen Rundblick gestattet, sondern daß sie statt dessen neben den Facettenaugen liegen, an einer Stelle, die so ungünstig ist, daß sie erst auf Stiele gesetzt werden müssen, um einigermaßen zur Geltung zu kommen. Wir können eine Antwort hierauf nur wieder in der funktionellen Beziehung der beiden Augenarten finden. Die Facettenaugen sind hier nicht so umfassend wie bei manchen anderen Tieren. Daher kommt es darauf an, daß die Ocellen eine ganz bestimmte Blickrichtung haben, eine Richtung, die möglichst mit der Hauptachse der Facettenaugen zusammenfällt. Dies bedingt ihre Lage. Betrachten wir den Kopf des Tieres von vorn, so fällt uns auch auf, wie der Wall, der nach vorn vor den beiden Augen sich befindet, zwei Ausbuchtungen besitzt, eine obere und eine untere, die eine für das Facettenauge, die andere für den Ocellus, welche beide in gleicher Weise eine Erweiterung des Sehfeldes nach vorn gestatten.

Schließlich sei hier noch auf eine Erscheinung aufmerksam gemacht, die Forel aufgefallen ist und die ihm wichtig genug schien, sie zu erwähnen. Er sagt (1910) p. 33 in einer Anmerkung, „dass jene Ameisen, die drei Ocellen an der Stirne haben, daneben auch die am besten ausgebildeten Facettenaugen besitzen“. Wenn den Ocellen eine von den Facettenaugen unabhängige Funktion spezialisierter Art zukäme, wie z. B. Dämmerungssehen, so müßte man erwarten, daß es wohl auch Tiere gibt, bei denen die Ocellen wichtig sind, die Facettenaugen dagegen nicht. Für die Ameisen gilt dies ganz besonders. Wir kennen aber kein Insect, bei dem die Ocellen gut, die Facettenaugen schlecht entwickelt sind, es sei denn, daß die Facettenaugen ganz fehlen und die Ocellen allein dem Sehen dienen.

Wir haben mehrere Ameisenarten gespiegelt, obwohl uns nur Museumsmaterial zur Verfügung stand. Es schien uns aber nicht ohne Bedeutung, zu verfolgen, wie die Verhältnisse der Sehfelder, wie wir sie bei den Männchen finden, sich bei den Weibchen und Arbeitern verschieben. Wenn eine Art gut entwickelte Augen besitzt, so ist dies im Interesse der Männchen. Dies wird deutlich genug bei *Eciton coecum* und *Dorylus helvolvus*, wo die Arbeiter vollständig blind sind und die Weibchen schon wesentlich kleinere Augen besitzen. Auch bei *Atta sexdens* fanden wir die kleinen Arbeiter vollständig blind, die großen dagegen noch mit Ocellen und Facettenaugen ausgestattet. Besser finden wir die Augen noch entwickelt bei den Weibchen, und diese wieder werden schließlich von den

Männchen wesentlich übertroffen. Wir dürfen hieraus schließen, daß diese Organe für die Arbeiter von gar keiner oder doch wenigstens von nur ganz untergeordneter Bedeutung sind und daß sie sich bei den großen Arbeitern nur deshalb erhalten haben, weil sie in den Erbanlagen der Männchen erhalten werden müssen. Die Weibchen scheinen wohl noch Gebrauch von ihnen zu machen, doch kommt ihnen schon nicht mehr die Wichtigkeit zu wie bei den Männchen.

Wenn wir jetzt hören, daß unter allen gespiegelten Tieren die Weibchen von *Atta sexdens* die einzigen sind, die gegen die erste Forderung verstoßen — bei Spiegelung II wird die Ausdehnung des Ocellensehfeldes nach oben um etwa 10° größer gefunden als die des Sehfeldes der Facettenaugen —, so werden wir in dieser Ausnahme nicht ein Moment erblicken, das unsere Hypothese in Frage stellen könnte, sondern viel eher eine Stütze unserer Ansicht. Wir selbst möchten nicht allzusehr Wert auf diesen Ausnahmefall legen, da die Fehlergrenze bei Museumsmaterial wohl etwa 10° beträgt. Doch mußten wir darauf eingehen, um uns den Vorwurf zu ersparen, daß wir ungünstige Ergebnisse stillschweigend hätten unter den Tisch fallen lassen. Viel wichtiger erscheint uns die erwähnte Beobachtung von Forel, die sich auf umfassende Kenntnis der Ameisen gründet.

Wir kommen zu der unter No. 3 gestellten Forderung. Sie lautet: Ein mittlerer Ocellus kann nur vorhanden sein, wenn den Facettenaugen ein binokularer Sehraum zukommt. Daß dies vollständig erfüllt ist, geht ohne weiteres aus der Tabelle 1 hervor. Wir wenden uns daher gleich zu der hier anzuknüpfenden Vermutung, daß nämlich nur bei starker Ausbildung dieses binokularen Sehraumes der Facettenaugen mittlere Ocellen auftreten. Um uns zu orientieren, ob sich diese Vermutung bewahrheitet, werden wir gut tun, die Ausdehnungen der binokularen Sehfelder der Facettenaugen, wie sie sich bei Spiegelung I und II ergeben haben, tabellarisch zusammenzustellen, und zwar einmal bei Insecten mit 3 Ocellen und daneben bei solchen, die mit nur 2 Ocellen ausgestattet sind. Wenn wir dann aus den Zahlen jeder Rubrik das arithmetische Mittel nehmen, so wird ein Vergleich der gewonnenen Maße uns belehren, ob in den beiden Gruppen das binokulare Sehfeld durchschnittlich eine verschieden große Ausdehnung besitzt. Unberücksichtigt blieben in der Tabelle 2 die Arbeiter und Weibchen der Ameisen, da zu erwarten ist, daß die gegenseitige Beeinflussung der Ocellen- und Facettenaugensehfelder nur da deutlich wird, wo die Organe auch funktionskräftig sind. Wir sind aber bereits oben zu der Ver-

mutung gekommen, daß sowohl die Arbeiter als auch die Weibchen der Ameisen Sehorgane von geringerer Ausbildung besitzen würden, wenn nicht den Männchen hochentwickelte Augen zukämen.

Tabelle 2.

Binokulare Sehfelder der Facettenaugen.

	nach vorn. Grad	nach oben. Grad		nach vorn. Grad	nach oben. Grad
Mit 3 Ocellen.					
Mantis religiosa ♂	64	55	*Panorpa communis*	85	80
Mantis religiosa ♀	90	55	*Eristalis tenax*	54	70
Decticus verrucivorus	90	40	*Paniscus sp.*	45	55
Stenobothrus bicolor	60	100	*Polistes gallica*	70	45
Platycleis sp.	40	30	*Vespa crabro*	100	40
Parapleurus alliaceus	50	60	*Anthidium manicatum*	125	70
Oedipoda coerulescens	50	24	*Apis mellifica*	70	70
Gryllus domesticus	100	55	*Ameles nana*	90	70
Anabolia sp.	60	30	*Atta sexdens* ♂	55	10
Libellula flaveola	50	85	*Atta gulosa?*	80	45
Aeschna cyanea	70	145	*Eciton coecum* ♂	100	80
Anax formosus	140	?	*Aenictus sp.*	30	6
Agrion ornatum	60	100	*Dorylus helvolvus* ♂	20	0
Calopteryx splendens	85	30	*Cicada fraxini*	80	80
Lestes fusca	80	90		2247/31	1675/30
Emphemera sp.	80	40			
Hypnothranus concentricus	24	25	Durchschnittszahl	72	56
Mit 2 Ocellen.					
Phyllodromia germanica	60	40	*Aelia pallida*	30	15
Periplaneta orientalis	15	40	*Tettigonia viridis*	5	30
Stenobothrus lineatus	30	65	*Ledra aurita*	30	50
Gryllus campestris	60	13	*Triquetra bos*	70	—140
Gryllotalpa vulgaris	80	25	*Phrictus diadema*	30	60
Catocala nupta	65	15	*Fulgora laternaria*	8	20
Pentatoma nigricorne	12	60	*Hotinus candelarius*	10	85
Eurydema oleracea	35	40		556/16	483/16
Eurygaster maura var. picta	16	65	Durchschnittszahl	$34^3/_4$	30

Wir finden im Durchschnitt das binokulare Sehfeld bei 3 Ocellen nach vorn um über doppelt so stark, nach oben um nahezu doppelt so stark entwickelt wie bei 2 Ocellen. Da es sehr begreiflich ist, daß ein Medianocellus nur dann Wert besitzt — wenn wir von unserer Hypothese ausgehen —, wenn die Facettenaugen auch stark nach vorn gerichtet sind, so glauben wir in dieser Beziehung, die sich in der Tabelle zwischen dem Auftreten eines mittleren Ocellus und einer starken Ausbildung des binokularen Sehfeldes der Facetten-

augen nach vorn und oben offenbart, eine wichtige Stütze für unsere Auffassung sehen zu dürfen. Wenn wir diese funktionelle Korrelation (Pseudokorrelation, Becher) zwischen den beiden Augentypen zunächst rein theoretisch weiter ausspinnen und Insecten in den Kreis der Betrachtung ziehen, die nur mit einem Ocellus ausgestattet sind, so müssen wir erwarten, daß hier die Facettenaugen weniger nach der Seite, dagegen in erster Linie nach vorn sehen, ein Verhalten, das entgegengesetzt ist dem, das die Tiere mit 2 Ocellen zeigen. Prüfen wir daraufhin den einzigen Vertreter der Insecten mit einem Ocellus, den wir in unseren Protokollen finden, einen Speckkäfer, *Anthrenus pimpinellae*, so werden wir unsere Vermutung vollauf bestätigt finden. Das Tierchen hat nach vorn ein binokulares Sehfeld der Facettenaugen von 80°. In dieses Gebiet fällt ungefähr auch das Sehfeld des Ocellus. Das Abnorme, das wir bei keinem einzigen anderen Insect wiederfinden, liegt darin, daß die Facettenaugen kaum imstande sind, direkt nach der Seite zu sehen. Daß unter diesen Umständen laterale Ocellen überflüssig sind — wieder nur im Sinne unserer Hypothese —, ist ohne weiteres klar; daß sie auch nicht vorhanden sind, scheint uns ein bemerkenswerter Hinweis für die Richtigkeit unserer Auffassung zu sein. Man wende nicht ein, daß die Kopfformation des Tierchens dergestalt sei, daß einerseits die Facettenaugen nach der Seite hin keine Ausbildung hätten erfahren können und daß auch andrerseits keine Möglichkeit geboten wäre, laterale Ocellen günstig zu placieren. Wohl vermag das Tier bei drohender Gefahr den Kopf so eng an die Brust zu drücken, daß die Augen auch in ihrer jetzigen Stellung noch zum Teil nichts mehr zu sehen vermögen. Wenn der Käfer aber seinen Kopf etwas frei nach vorn trägt, so zeigt sich, daß einer Ausbreitung des Facettenauges nach der Seite nichts im Wege stehen würde und daß ebenso laterale Ocellen in beliebiger Weise zur Entwicklung und funktionellen Betätigung gelangen könnten (Fig. G).

Wir schließen hier eine Betrachtung an, die uns zeigen soll, wie die lateralen Ocellen und der mediane sich gegenseitig ergänzen. Es hat dies mit unserer Frage wohl direkt nichts zu tun, doch erscheint es uns angebracht, hier mit wenigen Worten darauf aufmerksam zu machen, daß in den meisten Fällen die Sehfelder der lateralen Ocellen nach vorn nicht zusammenstoßen. Von den Ausnahmen zeigen mehrere zwar ein binokulares Sehfeld der lateralen Ocellen nach vorn, doch tritt bei gewöhnlicher Fühlerhaltung eine Behinderung des Sehens nach vorn hin ein, so daß auch hier

die 3 Ocellen sich gegenseitig ergänzen. Nur wenige Insecten bleiben übrig, wo die lateralen Ocellen noch imstande sind direkt nach vorn zu sehen, so daß hier dem medianen Ocellus weniger die Bedeutung zukommt, die Sehfelder zu ergänzen, als vielmehr die Bedeutung, die Sehschärfe der Ocellen direkt nach vorn zu erhöhen, da es doch nur die peripherstenTeile der lateralen Ocellen sind, die hierfür in Betracht kommen können.

Kehren wir zu unserem Problem zurück. Wir haben oben schon die Einreihung von *Gryllus campestris* unter die Insecten mit 2 Ocellen zu rechtfertigen versucht, und wir verweisen auch hier nochmals auf den Anhang. Es scheint uns recht günstig, innerhalb derselben Gattung zwei Arten zu kennen, von denen die eine mit 3 (*domesticus*), die andere nur mit 2 funktionsfähigen Ocellen ausgestattet ist. Ein Vergleich gewinnt an Interesse dadurch, daß die Kopfform der beiden Tiere einander außerordentlich ähnlich ist, so daß auch hier die Einschränkung des Sehfeldes und Rückbildung des mittleren Ocellus nicht auf Veränderungen der Kopfform zurückgeführt werden kann. Das binokulare Sehfeld der Facettenaugen umfaßt bei *Gryllus domesticus* nach vorn 100°, nach oben 55°, bei *Gr. campestris* dagegen nach vorn nur 60°, und nach oben sinkt es sogar auf 13° herab. Damit erklärt sich für uns der Schwund des mittleren Ocellus.

Wir gehen nun dazu über, die unter No. 5 aufgestellte Vermutung einer näheren Betrachtung zu unterziehen, zu untersuchen, wie wir zu dieser Vermutung kamen und ob sie durch die Tatsachen bestätigt wird. Die Vermutung lautete, daß da, wo nur 2 Ocellen vorhanden sind, die Ausdehnung der Sehfelder der beiden Arten von Augen nach vorn nicht allzu verschieden ist.

Die Vermutung gründet sich auf folgende Überlegung. Wenn Insecten imstande sind auch nach hinten zu sehen, so hat dies in erster Linie die Bedeutung, Feinde, die sich von hinten her nähern, zu signalisieren. Ein Entfernungsmessen ist jedoch hierbei lange nicht in dem Maße nötig wie bei dem schnellen Flug in der Richtung nach vorn und nach der Seite. Denn die Tiere ergreifen die Flucht, sobald das Bild, das der verdächtige Körper auf der Retina entwirft, eine bedeutendere Größe erreicht. Sie zeigen sich hierbei ziemlich unabhängig von Gegenstandsgröße und -abstand. Ausnahmen finden wir bei den Libellen. Man kann sich leicht davon überzeugen, wie sich diese Räuber, nachdem sie ruhig in der Luft gestanden haben, auch dann plötzlich auf ein Beutestück stürzen,

wenn dieses hinten vorbei oder angeflogen kam. Hier kann man wohl einsehen, daß es für die Tiere von Vorteil ist, die genaue Entfernung feststellen zu können, da es anderenfalls geschehen könnte, daß sie vor einer in nächster Nähe vorbeifliegenden Fliege die Flucht ergreifen und andrerseits einen Vogel in größerer Entfernung als Beutestück betrachten. Hier spielt der Objektabstand eine bedeutsame Rolle, und hier sehen wir denn auch, daß die Ocellen weit nach hinten sehen, bei *Agrion* u. a. sogar ein binokulares Sehfeld nach hinten besitzen, um auch hier eine Entfernungslokalisation zu ermöglichen. Die räuberischen Libellen, bei denen es sich immer um die Entscheidung handelt, ob das Objekt zu fliehen oder als Beute zu erjagen ist, nehmen aber eine Ausnahmestellung ein. Bei den meisten Insecten sind dagegen die Reaktionen bei Annäherung anderer Tiere eindeutiger. Damit verliert die genaue Entfernungslokalisation nach hinten an Wert, und es bleibt damit allein die Beziehung zur schnellen Fortbewegungsart bestehen. Die Folge davon ist, daß kein Interesse vorliegt, daß sich die Ocellen-Sehfelder in der Richtung nach hinten ebensoweit ausdehnen wie die Sehfelder der Facettenaugen. Ähnliches gilt auch, wenn wir das Sehen nach unten in Betracht ziehen. Hier ist nur in ganz bestimmten und zwar sehr engen Grenzen eine Entfernungslokalisation nötig, in Grenzen, wie sie durch die Art der Nahrungsaufnahme und Verarbeitung bestimmt werden. Diese Einschränkung mag es ermöglichen, daß hier die in dem stereoskopischen Sehen und in der Querdisparation gelegenen Faktoren ausreichen. Eine Entfernungslokalisation vermittels Ocellen findet nach unten nicht statt. Dementsprechend ist hier die Ausdehnung der Sehfelder der Facettenaugen eine viel beträchtlichere als die der Ocellen.

Anders verhält es sich hinsichtlich der beiden übrigen Richtungen. Besonders in der Richtung nach vorn dürfen wir eine mehr oder weniger große Übereinstimmung der Abgrenzung des Bereichs beider Augenarten erwarten. Natürlich, wenn 3 Ocellen vorhanden sind, so verschwinden überhaupt alle Grenzen nach vorn. Die Facettenaugen haben ein großes gemeinsames Sehfeld, und der Bezirk, der hier 2 Augen zugehört, wird für die Ocellen in drei Teile aufgeteilt. Wir müssen uns daher zu den Insecten mit nur 2 Ocellen wenden, wenn wir etwas darüber erfahren wollen, ob in der Richtung nach vorn die Grenzen für beide Augenarten zusammenfallen. Eine Durchsicht der Tabelle 1 wird uns belehren, daß fast überall die Übereinstimmung in der Tat nicht zu verkennen ist, wenn wir von

Catocala nupta absehen, bei der die Ocellen eine weniger hohe Ausbildung zu haben scheinen. Aber nicht nur die vordere Begrenzungsfläche stimmt meist gut überein, auch die hintere Grenze ist für beide Augen oft nahezu dieselbe, besonders da, wo das Facettenauge weniger nach hinten gerichtet ist. Dies gilt besonders für *Pentatoma nigricorne* (F. 115°, O. 110°), für *Eurygaster maura* (F. 112°, O. 104°), für *Eurydema oleracea* (F. 116°, O. 116°), *Aelia pallida* (F. 105°, O. 105°), *Tettigonia viridis* (F. 150°, O. 145°), *Gryllotalpa vulgaris* (F. 130°, O. 125°) und *Hotinus candelarius* (F. 155°, O. 145°). Wenn den Ocellen eine selbständige Funktion zukäme, wie wäre es dann möglich, daß hier die beiden Grenzen so nahe nebeneinander herlaufen, bei einigen sogar zusammenfallen, dabei aber nie die Grenze für die Ocellen weiter, sondern stets — wenn nicht gleich — etwas enger sind als die der Facettenaugen. Um die Übereinstimmungen und die Differenzen der Sehfelder übersichtlicher zum Ausdruck zu bringen, geben wir hier eine Reihe von Figuren. Die römischen Zahlen beziehen sich auf die I., II. und III. Spiegelung. Die inneren Kreisausschnitte gelten für die Ocellen, die äußeren für die Facettenaugen.

Ich glaube, wir können auf ein weiteres Eingehen auf diese Verhältnisse verzichten. Die Figuren lassen deutlich genug erkennen, daß zwischen den beiden Augenarten eine Pseudokorrelation bestehen muß. Wir wenden uns daher zu der nächsten von uns ausgegesprochenen Vermutung, daß nämlich die Verknüpfung der Erregungen der Ocellen und der Facettenaugen auch im Verlauf der Nervenfasern im Gehirn zum Ausdruck kommt.

Wir teilen uns diese Frage in zwei Teile. Erst wollen wir uns über den Verlauf der Ocellarnerven selbst orientieren, und dann werden wir noch zu fragen haben, mit welchen Gehirnteilen sie in direkte Beziehung treten. Die Literatur über diesen Gegenstand ist nicht sehr umfangreich. Da es sich hier nur um ein Teilproblem innerhalb unserer Fragestellung handelt, so glauben wir darauf verzichten zu können, einen erschöpfenden historischen Bericht einzufügen. Wir halten uns an die neueren Arbeiten. Und da unter diesen Jonescu (1909) den Ocellarnerven selbst viel weniger Aufmerksamkeit widmet als den Teilen des Gehirns selbst, so bleiben in der Hauptsache nur zwei Arbeiten zu berücksichtigen, nämlich die von Link und die von v. Alten.

v. Alten (1910) hat das Gehirn der Hymenopteren untersucht. Über die Ocellarnerven von *Bombus agrorum* ♀ berichtet er (p. 431):

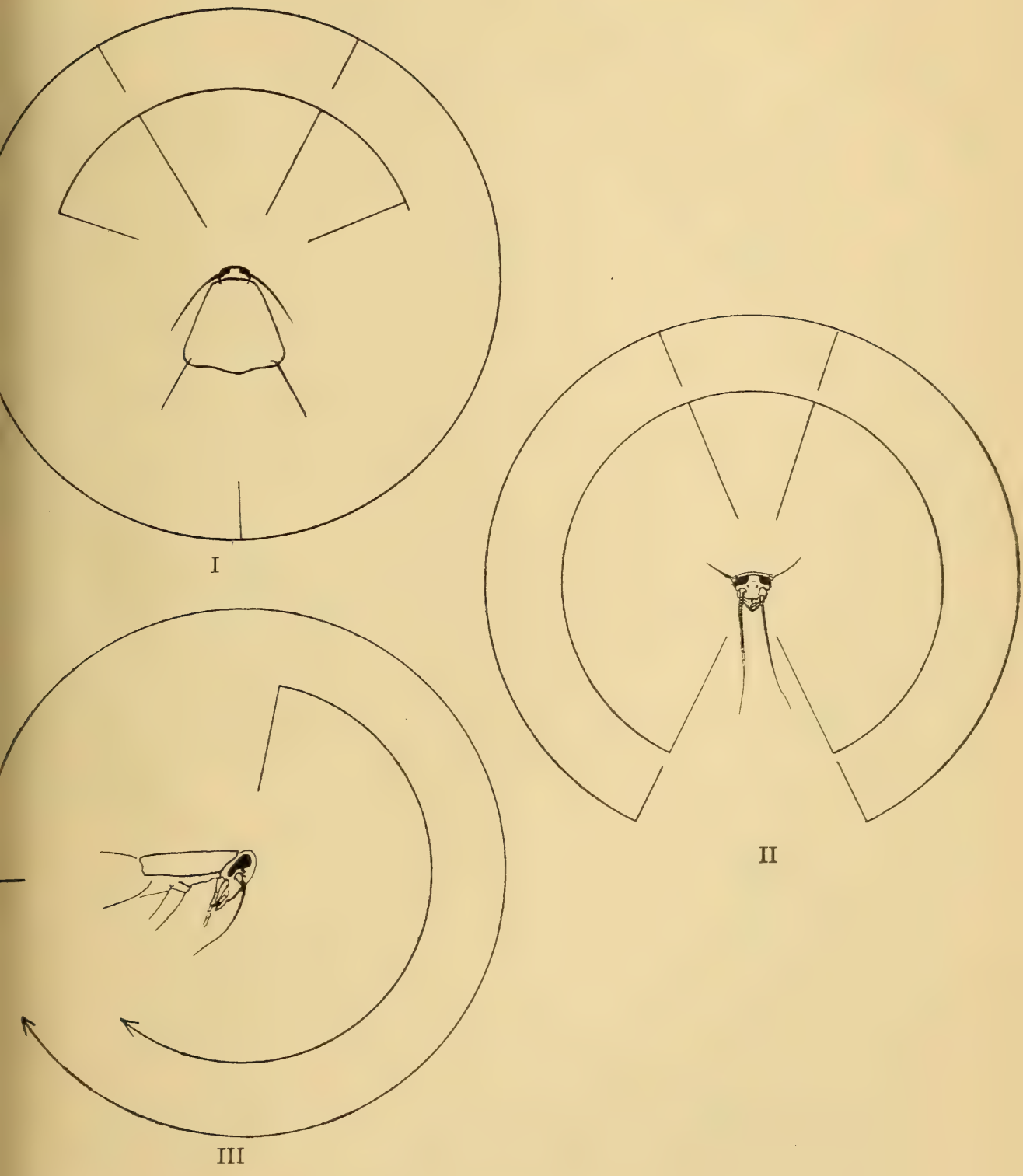
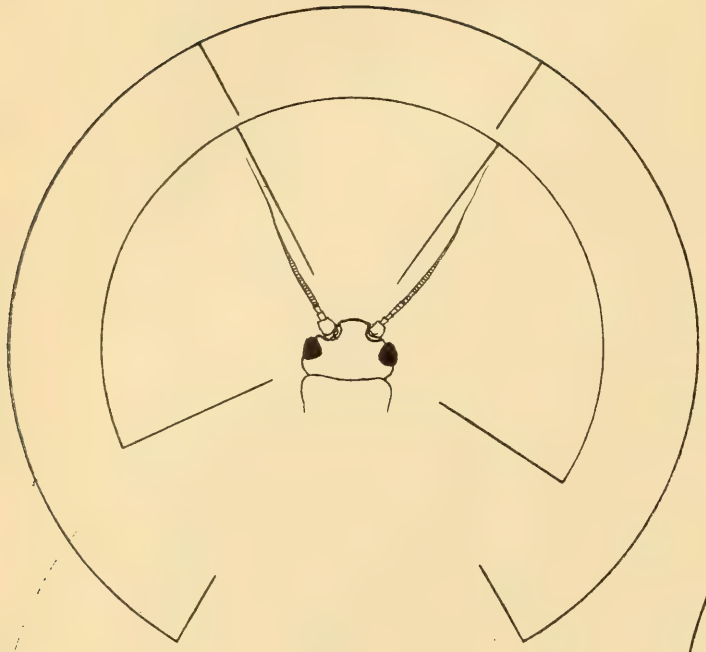
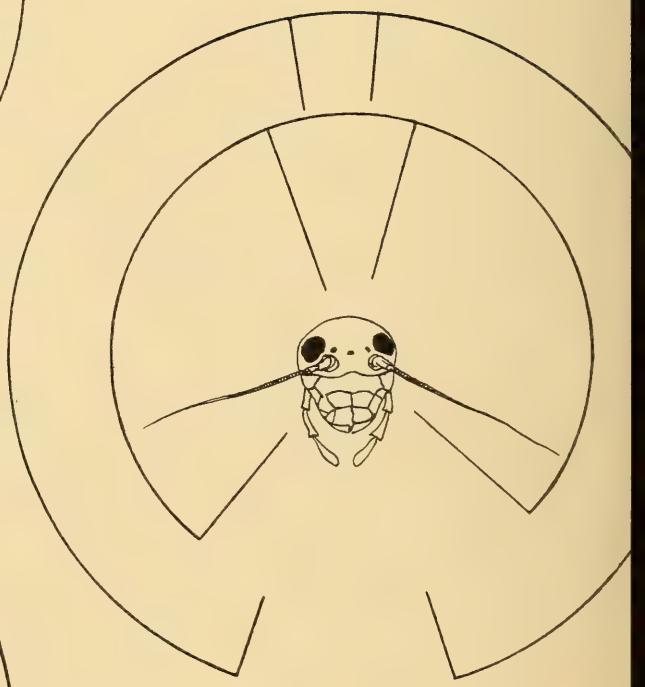


Fig. C. *Phyllodromia germanica.*



I



II

III

Fig. D. *Gryllus campestris.*

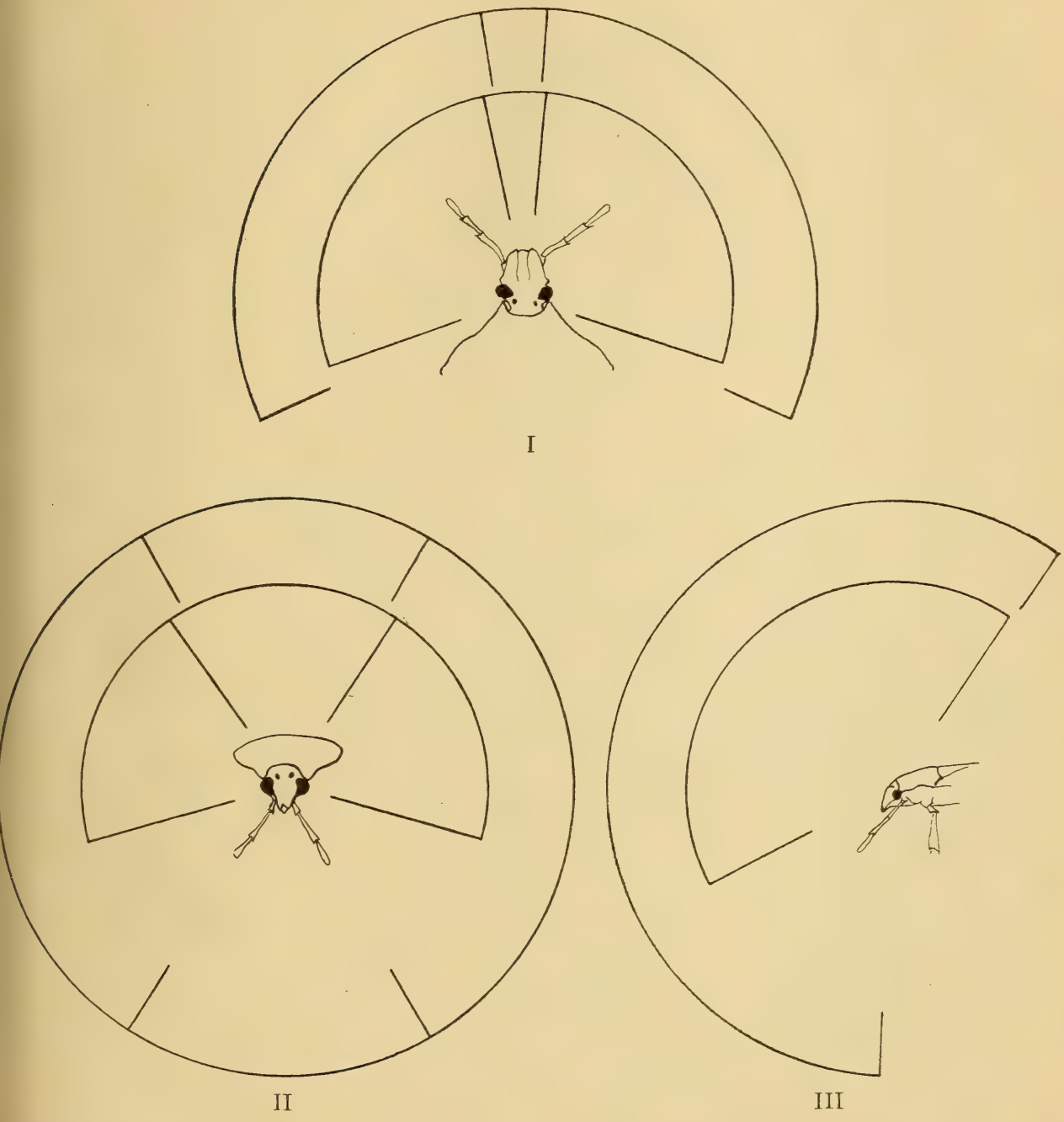


Fig. E. *Pentatoma nigricorne.*

„Ich habe gefunden, dass die Nervenfasern des medialen Scheitelauges die unter diesem liegende Trachee ... umgreifen und dabei neben die Fasern der lateralen Ocellen zu liegen kommen, ohne sich aber mit diesen zu vereinigen; vielmehr kreuzen sie sich unter der Trachee miteinander, so daß die Fasern der rechten Hälfte des

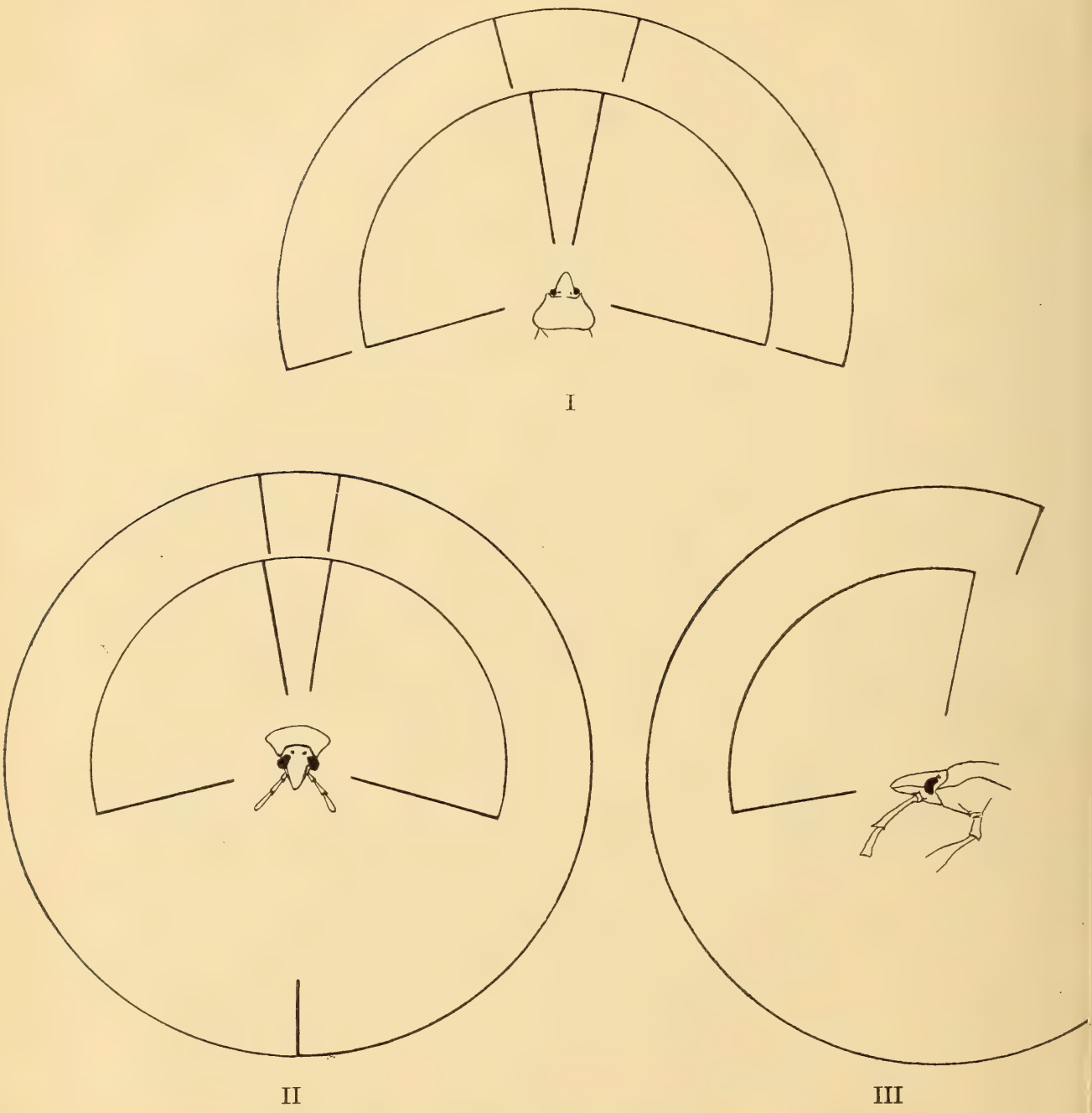


Fig. F. *Aelia pallida.*

mittleren Ocellums zu denen des linken lateralen ziehen und umgekehrt; diese Kreuzung scheint mir eine vollständige zu sein. Die Nerven der lateralen Ocellen, die zunächst medialwärts verlaufen, biegen am Rande der pilzhutförmigen Körper scharf lateralwärts um und beteiligen sich an der oben erwähnten Kreuzung nicht; soweit ich jedoch erkennen konnte, schicken sie wenige ihrer medialen

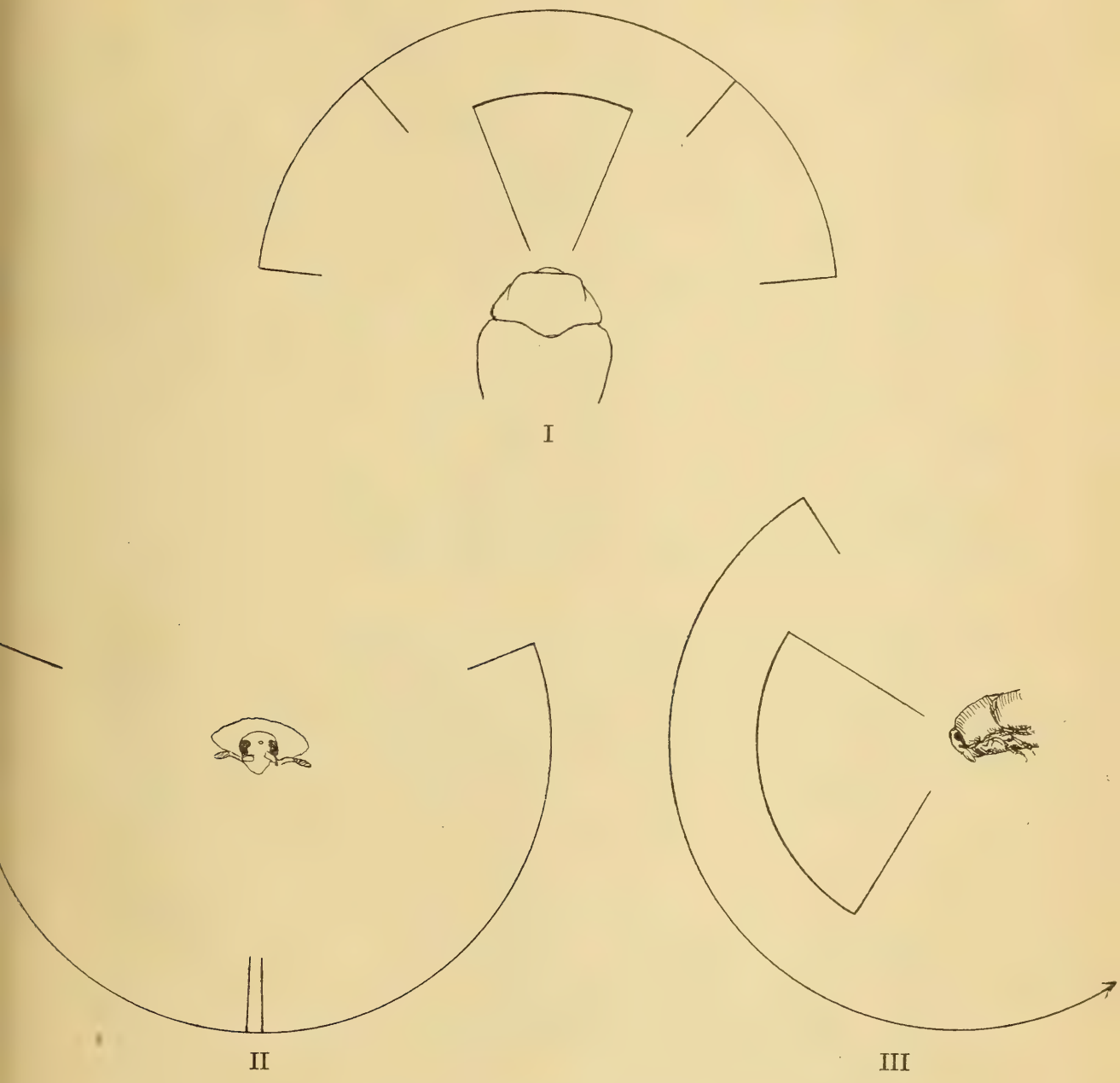


Fig. G. *Anthrenus pimpinellae.*

Fasern zur Mittellinie oder darüber hinaus, indem sie so eine zweite Kreuzung bilden, unterhalb der ersten und sehr viel weniger bedeutend als diese.“ Nach v. Alten haben wir also eine totale Kreuzung der Nerven des Medianocellus, eine teilweise, unbedeutende Kreuzung der Nerven der lateralen Ocellen.

Zu ähnlichen Resultaten kam Link bei anderen Insecten. So lesen wir bei ihm über den Verlauf der Nerven der lateralen

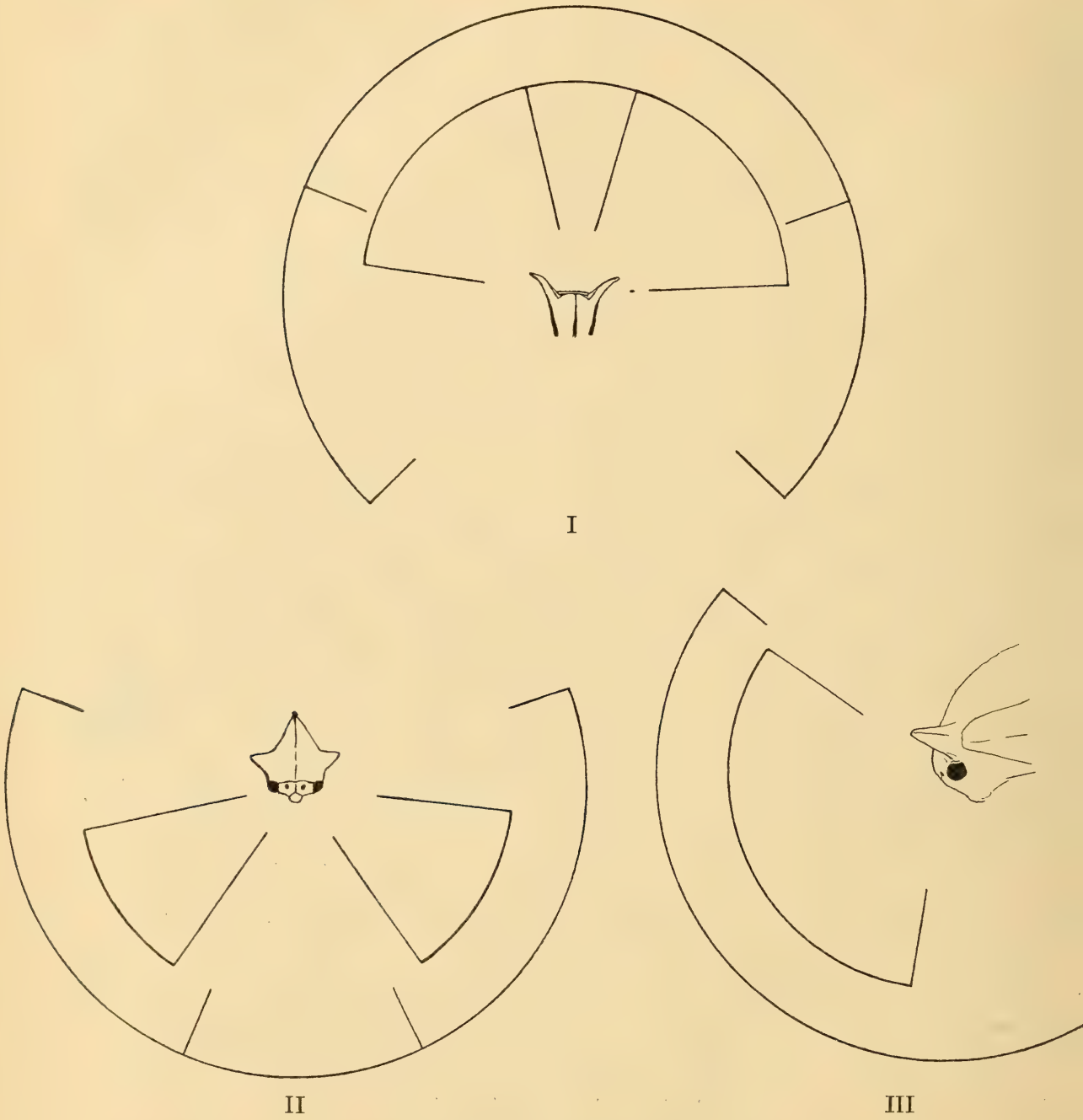


Fig. H. *Triquetra bos.*

Ocellen von *Panorpa communis* auf p. 224: „Beide verlaufen nahezu parallel dem Zentrum des Gehirns zu. Eine kleine Strecke, bevor sie nach den Seiten ausbiegen, sieht man von jedem Sehnerven auf der Innenseite ein einheitliches Nervenfaserbündel nach der anderen Seite übertreten, so dass eine partielle Kreuzung der Nervenfasern

... stattfindet." Aber nicht überall findet sich eine solche Kreuzung. Link weist nicht immer darauf hin, ob eine solche fehlt, doch entnehmen wir seiner Beschreibung deutlich, daß den untersuchten Locustiden und Acridiern nichts Derartiges zukommt. Über den Verlauf des Nerven des Medianocellus äußert er sich eingehender bei der Besprechung von *Gomphus vulgatissimus* und *Anax formosus*. Beidemal findet er, daß entsprechend der Doppelnatur des Medianocellus zwei getrennte Nerven, ein rechter und ein linker, die Retina verlassen. Er sagt von *Anax formosus*: „Die Sehnerven treten gesondert aus der Retina aus. Nach kurzem Verlauf vereinigen sie sich und durchkreuzen ihre Fasern; dann biegen die beiden Hälften nach den Seiten und gelangen zu den zugehörigen Gehirnteilen" (p. 333). Und für *Gomphus* gilt: „Die Sehnerven treten aus der Retina gesondert aus, nach kurzem Verlauf vereinigen sie sich, um nach Durchkreuzung ihrer Fasern nach den Seiten auszubiegen zu den entsprechenden Gehirnteilen" (p. 334). Aber auch diese Kreuzung findet sich nicht in allen Gruppen. So scheinen die Cicaden ihrer zu entbehren.

Wir schließen hier unsere eigenen Befunde über den Verlauf der Ocellarnerven an. Wir können die Angaben von v. Alten über eine partielle Kreuzung der lateralen Nerven bei Hymenopteren bestätigen, ebenso die von Link über eine solche bei *Panorpa* (Fig. K *Ch*, S. 620). Ferner fanden wir sie bei *Ephemera* (Fig. J *Ch*). Doch gelang es uns in keinem Falle, weder bei Vespiden und Apiden noch bei *Panorpa* oder *Ephemera*, genau festzustellen, welchem Teil der Retina die sich überkreuzenden Fasern zugehören. Eine starke Verwerfung der Fasern findet distal von der Kreuzung sicher nicht statt. Doch scheinen uns einige Präparate für eine geringe Verschiebung oder für eine Verschiebung eines nur unbedeutenden Nervenbündels zu

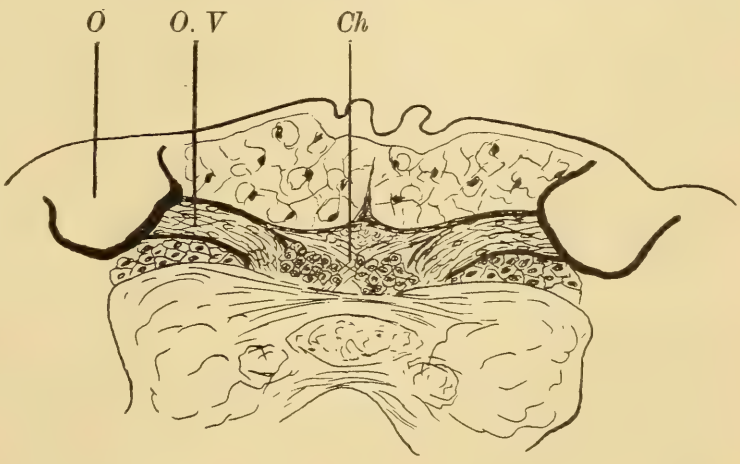


Fig. J. Querschnitt durch den Kopf von *Ephemera*. *O* Ocellen. *O. V* Ocellarnerv. *Ch* Chiasma.

sprechen. Wir haben dies in der Fig. J (bei *O. N*) angedeutet. Jedenfalls warnt uns dies, die kreuzenden Fasern der medialen Partie der Retina zuzuschreiben.

Auch hinsichtlich der totalen Kreuzung des medianen Nerv stimmen wir den beiden Autoren zu, v. Alten auch insofern, als wir eine totale Kreuzung bei Hymenopteren nur als sehr wahrscheinlich bezeichnen können. Wir sind jedoch nicht imstande auf Grund unserer Präparate sicher zu behaupten, daß die Kreuzung eine vollständige ist. Wir haben weiter untersucht, ob mit der Verwerfung von rechts nach links auch eine solche von vorn nach hinten stattfindet. Wir konnten aber nirgends einen Anhaltspunkt hierfür gewinnen. Bestände aber eine solche, so hätte sie uns sicher nicht entgehen können bei *Vespa crabro*, wo der Nerv ganz beträchtliche Dimensionen aufweist.

Die Bedeutung, die diesen Kreuzungen zuzuschreiben ist, wird man zunächst in dem Umstand suchen, daß das Linsenauge ein umgekehrtes Bild auf der Retina entwirft und daß dementsprechend ein geordnetes gegenseitiges Ineinandergreifen der Erregungen der 3 Ocellen eine Umlagerung der in das Gehirn einstrahlenden Nerven in der Weise erfordert, daß die räumliche Anordnung der Erregungen der räumlichen Ordnung der Objekte entspricht. Gegen eine solche Deutung läßt sich vor allem anführen, daß dann eine totale Kreuzung des medianen Nerven eine nahezu totale der lateralen Nerven bedingen würde, indem nur die Fasern ungekreuzt bleiben dürfen, die denjenigen Retinabezirken zukommen, auf denen Objekte der gegenüberliegenden Seite abgebildet werden. Fehlt den lateralen Ocellen ein binokularer Sehraum ganz oder nahezu, so muß die Kreuzung ihrer Nerven auch eine ganz oder nahezu vollkommene sein. Dem widersprechend finden wir aber gerade unter diesen Bedingungen überhaupt keine Kreuzung (Locustiden, Acridier).

Wir glauben diesen Kreuzungsverhältnissen eine andere Deutung geben zu müssen. Wenn in der Tat, so wie es unsere Hypothese verlangt, die Erregungen der Facettenaugen und der Ocellen innig miteinander verknüpft werden, so lassen ökonomische Rücksichten diese Verwerfungen leicht verstehen. Es wird dann günstig sein, wenn die Impulse der Ocellen, die mit denen des rechten Facettenauges verkuppelt werden sollen, auch der rechten Gehirnhälfte zugeleitet werden. Dies würde eine totale Kreuzung im medianen Nerven erfordern und weiter eine teilweise Kreuzung der lateralen Nerven dann, wenn den lateralen Ocellen ein bin-

okulares Sehfeld zukommt. Nun findet sich ein solches aber auch bei den Facettenaugen. Dadurch wird die Sache wesentlich kompliziert. Wir wollen den Möglichkeiten, die damit für einen ökonomischen Verlauf der Ocellarnerven gegeben sind, nicht weiter nachgehen. Wir beschränken uns darauf, zu konstatieren, daß immer nur da partielle Kreuzung der lateralen Nerven gefunden wurde, wo den zugehörigen Ocellen auch ein binokularer Sehraum zukommt (*Vespa crabro* und *vulgaris*, *Bombus agrorum*, *Polistes gallica*, *Panorpa communis*, *Ephemera*.) Entsprechend dem Umstand, daß der Sehraum auf der Seite, der der Ocellus zugehört, immer wesentlich größer ist als auf der gegenüberliegenden Seite, finden wir die Zahl der kreuzenden Fasern gering im Verhältnis zu den ungekreuzten. Andrerseits konstatieren wir, daß bei Locustiden und Acridiern von einer Kreuzung nichts vorhanden ist, daß aber auch hier die Sehfelder der Ocellen nicht auf die gegenüberliegende Seite übergreifen. Was den medianen Ocellarnerven anbelangt, so wurde in verschiedenen Gruppen eine totale Kreuzung von rechts nach links beobachtet.

Es stimmen also die Kreuzungsverhältnisse der Ocellarnerven mit dem überein, was unsere Hypothese erwarten läßt. Auch wenn sich zeigen sollte, daß nicht überall die Fasern der medianen Nerven diese Verwerfungen erleiden, so würde dies noch nicht besagen, daß die Erklärung von diesem Gesichtspunkt aus verfehlt ist. Ökonomische Forderungen können auch unerfüllt sein, bleiben aber dennoch bestehen.

Wir wenden uns nun zu dem zweiten Teil unserer Frage. Waren es ökonomische Faktoren, die die Kreuzungen bedingten, so müssen diese sich auch weiter darin äußern — sofern unsere Hypothese zu Recht besteht —, daß die Verknüpfung der Erregungen der beiden Augen im Gehirn durch eine möglichst direkte Verbindung der Ganglien der beiden Augen begünstigt wird. In der Literatur finden wir hierüber wenig. Nur v. Alten gibt genauere Daten. p. 431 führt er über *Bombus agrorum* ♀ aus: „Ausserdem konnte ich noch Beziehungen beobachten zu dem „Cordon commisural", Viallanes, der die direkte Commissur der als Fasciculus inferior posterior aus der inneren Markmasse des Lobus opticus in die Protocerebralloben eindringenden Faserzüge mit denen der Gegenseite darstellt, und weitere Beziehungen zu dem Fasciculus antennalis inferior, wodurch eine direkte Verbindung der Ocellen mit dem Lobus opticus einerseits und dem Lobus olfactorius andrerseits hergestellt wird" (von uns gesperrt). Da dies die einzigen

Angaben waren, die uns orientieren konnten über diese Frage, die uns für unsere Hypothese von einiger Bedeutung zu sein scheint, so versuchten wir selbst, uns am Präparat näher zu unterrichten. Unsere

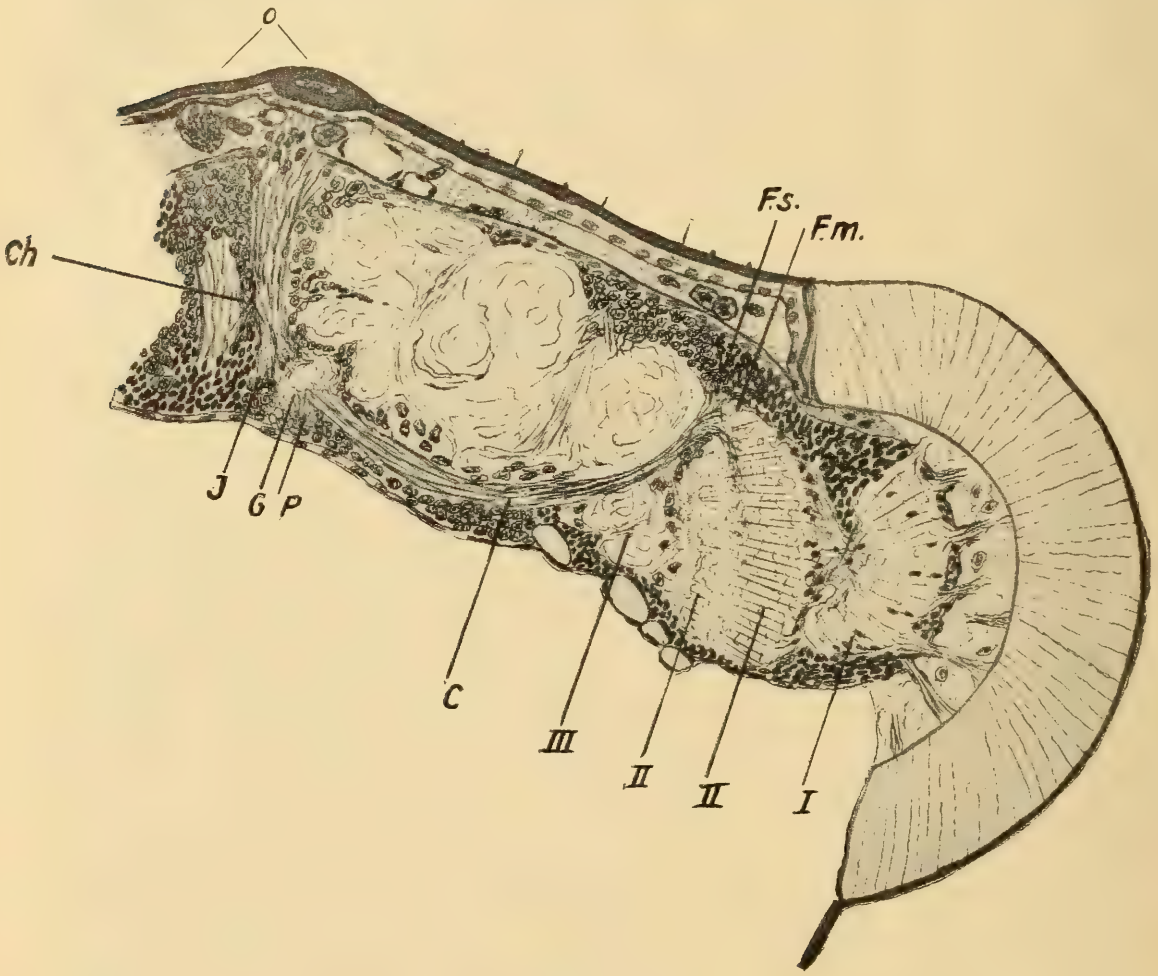


Fig. K.

Etwas schräg gestellter Frontalschnitt durch den Kopf von *Panorpa*. Aus zwei Schnitten kombiniert.

Untersuchung an Hymenopteren ergab eine Bestätigung der Befunde von v. Alten. Wir glaubten aber gut zu tun, unsere Aufmerksamkeit auch niederen Insectenformen zuzuwenden, Formen, bei denen die pilzhutförmigen Körper nicht die hohe Komplikation des ganzen Gehirns bedingen, wie wir sie bei den Hymenopteren finden. Wir wählten *Ephemera* und *Panorpa*. Bei der letztgenannten Form gelang es uns denn auch, die hier sehr einfach liegenden Verhältnisse durch Schnitte, die in günstiger Richtung geführt waren, darzutun. Fig. K stellt im wesentlichen einen einzigen Schnitt dar. Nur für eine kleine

Stelle mußte der nächstfolgende Schnitt herangezogen werden. Wir erkennen an ihm, daß der laterale Nerv, nachdem er das Bündel abgegeben hat, das sich mit dem der anderen Seite kreuzt (*Ch*), zum Teil in ein kleines bohnenförmiges Ganglion (*G*) einstrahlt, zum Teil medial an diesem vorbeizieht, um sich zu den tiefer gelegenen Ganglienzellen zu begeben (*J*). Von dem Ganglion (*G*) gehen nun wieder zwei Faserzüge ab: ein schwächerer, der ventral gerichtet nach den benachbarten Ganglienzellen führt (*P*), und ein starker Faserzug (*C*), der in flachem Bogen unter dem Gehirn hindurchzieht, sich seitlich zwischen dieses und das III. und weiterhin auch zwischen dieses und das II. Ganglion opticum einschiebt. Hier biegt ein Teil der Nervenfasern scharf rechtwinklig ab und strahlt zwischen die beiden Partien ein, aus denen sich das Ganglion II zusammensetzt. Ein anderer Teil zieht geradlinig weiter und begibt sich nach dem dorsalen Vorsprung des Ganglion II (*F. m*). Der Rest der Fasern tritt zu dem sich hier anschließenden Ganglienzellenlager (*F. s*). Hieraus ist zu ersehen, daß die Ocellen mit Umgehung des Gehirns vermittels dieses Faserbündels in direktester Verbindung mit dem II. Ganglion der Facettenaugen stehen. In diesem Gebilde, so müssen wir hieraus schließen, spielen sich die Prozesse ab, die der Entfernungslokalisation zugrunde liegen.

Nachdem wir sowohl die Forderungen wie auch die Vermutungen, die wir als Kriterien unserer Hypothese aufstellten, als erfüllt ansprechen dürfen und nachdem, wie wir hoffen, damit die Gültigkeit unserer Hypothese dargetan ist, bleibt uns nun noch zum Schluß ein Punkt zu berühren, eine Frage, die wir zu beantworten nicht imstande sind. Wir sprachen an letzter Stelle die Vermutung aus, daß den guten Fliegern, die keine Ocellen besitzen (Sphingiden), ein anderes die Entfernungslokalisation begünstigendes Moment zukommt. Worin dieses Moment zu erblicken ist, wissen wir nicht. Es scheint uns allerdings auch nicht ausgemachte Sache zu sein, daß die Sphingiden für Distanzen über $^1/_2$ m einer präzisen Entfernungslokalisation fähig sind. Unsere Beobachtungen an *Protoparce convolvuli* sprechen dagegen. Etwas anderes ist es, wenn wir uns fragen, warum die Sphingiden keine Ocellen besitzen? Hierfür läßt sich wohl ein Grund in der geringen Lichtintensität, bei der die Tiere fliegen, finden. Eulen besitzen zum Teil noch Ocellen, wenn auch in einer Ausbildung, die vermuten läßt, daß sie sich auf absteigendem Ast befinden. Die Eulen fliegen aber auch meist schon vor den Schwärmern. Bei den Sphingiden mag die zur Verfügung stehende Lichtinten-

sität zu gering sein, um noch ausgenützt werden zu können. Denn der Anpassungsfähigkeit der Receptoren an die Lichtintensitäten sind bestimmte Grenzen gesteckt, die nicht unterschritten werden können. Das Superpositionsauge vermag dagegen infolge seiner ganz beteutend höheren Lichtstärke unter den gegebenen Bedingungen noch sehr wohl zu funktionieren. Wenn wir auch unsere Untersuchung mit einer Frage beschließen mußten, die wir nicht ganz und nur vermutungsweise zu lösen imstande sind, so hoffen wir doch genügend Material beigebracht zu haben, um unsere Hypothese so zu stützen, daß diese nicht vollständig geklärte Frage nicht imstande ist, an ihrer Richtigkeit zweifeln zu lassen. Es bleiben genügend Forderungen und Vermutungen, deren einwandsfreie Erfüllung den Prüfstein unserer Hypothese darstellen.

Anhang.

Der Medianocellus von *Gryllus campestris*.

Wir haben in den Tabellen *Gryllus campestris* stets den Tieren mit 2 Ocellen eingereiht. Die Spiegelungsergebnisse, die Unmöglichkeit, das Sehfeld des mittleren Ocellus zu bestimmen, und die Kleinheit seiner Dimensionen ließen uns vermuten, daß es sich hier um ein rudimentäres Organ handelt. Zu dieser Auffassung kommt auch Link auf Grund seiner histologischen Befunde. Als wir es als wünschenswert erkannten, durch eigene Anschauung die Histologie dieses Auges näher kennen zu lernen, war leider für uns die Möglichkeit, Material hierfür zu sammeln und zu fixieren, vorbei. So sahen wir uns auf ein einziges Exemplar angewiesen, das wir nach dem Spiegeln in verbrauchten, etwa 60—70%igen Alkohol geworfen hatten. Eine gute Fixierung konnten wir unter diesen Umständen nicht erwarten. Um so größer war unsere Freude, als wir auf den Schnitten bemerkten, daß der Erhaltungszustand ein ganz vorzüglicher war, jedenfalls alles weit übertraf, was wir durch verschiedene andere Fixationsmethoden erreichten. Leider hatten wir die Cuticula resp. Linse mit der Hypodermis abgesprengt, um Zerreißungen zu verhüten, was sich nachträglich als völlig überflüssig herausstellte. Wir sind daher nicht imstande, eine vollständige Beschreibung zu geben. Wir haben uns aber doch entschlossen, zur Rechtfertigung der Einreihung dieses Insects bei den Formen mit 2 Ocellen unsere Ergebnisse hier mitzuteilen, und dies um so mehr, als wir in zwei wesentlichen Punkten mit Link nicht übereinstimmen können. Wir

fanden mit Link ein becherförmiges Organ (Fig.L). Die Tiefe des Bechers ist mit einem voluminösen Tapetum ausgefüllt. Dieses wird von polygonalen, feinkörnigen und ziemlich hellen Zellen gebildet, deren Grenzen nicht deutlich hervortreten. In dieses Tapetum eingebettet liegen die Zellen der Retina. Es sind dies kleinere Elemente von ebenfalls polygonaler Abgrenzung, die ein sehr dunkles Plasma besitzen. Ihre Gruppierung läßt eine Andeutung von Reihen erkennen, die auf der Linse senkrecht stehen. Von hinten tritt ein Nerv an den Augenbecher heran, der sich im Tapetum in mehrere Äste spaltet, die unter gewundenem Verlauf die Retinaelemente erreichen. Link findet, daß es in diesen Retinazellen noch zur Ausbildung von Rhabdomen kommt, derart, daß ein Rhabdom von einer Zelle, von zweien oder auch aus dreien gebildet wird. Wir konnten nichts Derartiges finden. Wir haben die Präparate, die erst mit Hämalaun behandelt waren, wieder entfärbt und mit Eosin-Hämatoxylin gefärbt. Aber auch so war von Rhabdomen nichts zu sehen. Dagegen erscheinen die Nervenbündel, wenn sie quer geschnitten sind, stark dunkel gefärbt, und da diese sich zwischen den Zellen hindurchdrängen, so ist eine Verwechselung mit Rhabdomen nicht ganz ausgeschlossen.

Fig. L.

Sagittalschnitt durch den Medianocellus von *Gryllus campestris*. Die Cuticula (resp. Linse) ist mit der Hypodermis entfernt.

Wenn uns schon durch das Fehlen der Rhabdome die Rückbildung als weit fortgeschritten erscheinen mußte, so wurde dieser Eindruck noch wesentlich verstärkt, als wir fanden, daß in dem Medianocellus sich bereits ein Gebilde entwickelt hat, das mehr an Sinnesknospen anderer Art und Funktion erinnert als an Ocellen (Fig. L). Die Bildung besteht aus langen, spindelförmigen Zellen, die in ihrer Gestalt nichts mit den Retinazellen der Grylliden, Mantiden etc. gemein haben. An ihrem distalen Ende findet sich eine

feine Membran, die die Sinnesknospe jedoch nicht vollständig abschließt, sondern es dringen die einzelnen Zellen mit zarten Köpfchen durch diese Membran hindurch. Die ganze Partie distal vom Kern färbt sich etwas dunkler und läßt bei schwächerer Vergrößerung die Anwesenheit von dünnen, rhabdomähnlichen Bildungen erwarten. Bei Anwendung stärkerer Systeme konnten wir jedoch nur unregelmäßige Verdichtungen des Plasmas in diesen Bezirken feststellen. Proximal zieht sich jede Sinneszelle in eine Nervenfaser aus. Dadurch entsteht ein Nervenstrang, der an der Peripherie des Bechers entlang läuft, um sich mit dem anderen Nerven, der aus dem Innern des Ocellus kommt, zu vereinigen.

Welche Funktion dieser Sinnesknospe zukommt, darüber gibt die Histologie keine Auskunft. Wohl könnte man in ihr einen Ocellus primitiver Art erblicken, wenn nicht in der ganzen Gruppe der Grylliden die Retinazellen stets ein ganz anderes Aussehen zeigten, eine Form, wie wir sie jetzt noch bei den dunklen, polygonalen Zellen dieses rudimentären Ocellus finden. Dies läßt es als ausgeschlossen erscheinen, dieser Sinnesknospe Lichtreception zuschreiben zu wollen. Das, worauf es uns im Moment besonders ankommt, ist aber weniger die Frage nach der Funktion dieses Sinnesorgans als die Tatsache, daß in diesem Medianocellus tiefgreifende Umbildungen stattgefunden haben. Läßt schon dies an der Rückbildung der Sehfunktion dieses Organs keinen Zweifel mehr aufkommen, so wird diese Auffassung noch weiter gerechtfertigt dadurch, daß in den noch vorhandenen Sehzellen keine Rhabdome mehr angelegt werden.

Zum Schluß möchten wir nicht verfehlen, auch hier unseren Dank auszusprechen für die freundliche Beihilfe, die wir bei Beschaffung des Materials von verschiedener Seite erfahren haben. Vor allem fühlen wir uns verpflichtet, dem Leiter des Senckenbergischen Museums, Herrn Prof. Dr. zur Strassen, sowie Herrn Dr. Nick, Assistent am Senckenbergischen Museum. Weiter gilt unser Dank Herrn Prof. Dr. Heymons, Herrn Dr. v. Janicki und meinem Freunde Dr. Strohl. Auch dem ehemaligen Vorstand des Bienenzuchtvereins von Oberhessen, Herrn Lehrer Spitz in Gießen, sei hier Dank ausgesprochen für die Liebenswürdigkeit, mit der er uns seine Bibliothek zur Verfügung stellte.

Gießen, November 1911.

Literaturverzeichnis.

(Die mit * bezeichneten Abhandlungen waren uns nicht im Original zugänglich.)

Obgleich sich bei einem Autor ein Hinweis auf NAGEL fand, konnten wir doch in dessen Arbeiten keine entsprechende Notiz über Ocellen finden.

v. ALTEN, H., 1910, Zur Phylogenie des Hymenopterengehirns, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 46.

Anonym, 1878—1879, Die Rückbildung der Sehorgane bei im Finstern lebenden Insekten, Spinnen und Krebsen, in: Kosmos, Vol. 4.

*BACH, M., 1878, Studien und Lesefrüchte aus dem Buche der Natur.

BARTH, 1851, Physiologische Versuche, in: Bienen-Ztg., Jg. 7, No. 1, 1851.

BERGMANN, C. und R. LEUCKART, 1852, Vergleichende Anatomie und Physiologie, Stuttgart.

v. BERLEBSCH, A., 1869, Die Biene und ihre Zucht mit beweglichen Waben in Gegenden ohne Spätsommertracht, Mannheim.

*BERRISCH, 1870, Die Biene und der Gottesleugner.

BRANTS, A., 1838, Observations sur les yeux simples des animaux articulés, in: Ann. Sc. nat., Zool., 1838.

—, 1840, Beitrag zur Kenntnis der einfachen Augen der gegliederten Thiere, in: Isis 1840.

*—, 1843, Over het gezigtwerktuig der gelede dieren, in: Tijdschr. natuurl. Geschied. Physiol., Vol. 10.

v. BUTTEL-REEPEN, H., 1900, Sind die Bienen „Reflex-Maschinen"?, in: Biol. Ctrbl., Vol. 20.

—, 1903, Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, Leipzig.

—, 1903, Über die Bedeutung der Stirnaugen und der Seitenaugen bei der Honigbiene, in: Bienenwirtsch. Ctrbl.

Carrière, J., 1885, Die Sehorgane der Thiere, vergleichend anatomisch dargestellt, München und Leipzig.

—, 1886, Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane, in: Zool. Anz., Vol. 9.

Chatin, J., 1880, Les organes des sens dans la série animale, Paris.

Cuvier, G., 1799, (au 8), Leçons d'anatomie comparée, Paris.

*—, Mémoire sur la nutrition des Insectes.

Demoll, R., 1909, Über die Beziehungen zwischen der Ausdehnung des binokularen Sehraumes und dem Nahrungserwerb bei einigen Insecten, in: Zool. Jahrb., Vol. 28, Syst.

—, 1910, Die Physiologie des Facettenauges, in: Ergeb. Fortschr. Zool., Vol. 2.

Dor, H., 1861, De la vision chez les Arthropodes, in: Arch. Sc. phys. nat.

Dönhoff, 1855, Einige Beiträge zur Bienenkunde, in: Bienen-Ztg., Vol. 11, 1855.

Dugès, A., 1830, Observations sur l'anatomie de l'œil composé des Insectes, in Ann. Sc. nat. (1), Vol. 20.

—, 1838, Traité de physiologie comparée de l'homme et des animaux, Vol. 1, Paris et Montpellier.

Dujardin, M. F., 1847, Sur les yeux simples ou stemmates des animaux articulés, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 25.

—, 1867, Mémoire sur les yeux simples ou stemmates des animaux articulés, in: Ann. Sc. nat. (7), Zool.

Ewing, 1826, On the structure of the eyes of Insects, in: Edinbourgh Journ. Sc., Vol. 5.

Fleischmann, 1903, in: Lotter, Katech. der Bienenzucht, 6. Aufl.

Focke, W. und E. Lemmermann, 1890, Über das Sehvermögen der Insekten, in: Abh. nat. Ver. Bremen, 1890. Auch erschienen in: Naturw. Wochenschr., Vol. 5.

Forel, A., 1878, Beitrag zur Kenntnis der Sinnesempfindungen der Insekten, in: Mitt. München. entomol. Ver., 1878.

—, 1886, Les Fourmis perçoivent-elles l'ultraviolet avec leurs yeux ou avec leur peau, in: Arch. Sc. phys. nat. (3), Vol. 16.

—, 1886—1887, Sensations des Insectes, in: Rec. zool. Suisse, Vol. 4.

Germar, 1821, Nebenaugen bei Käfern, Diss. Bonn, 1821.

v. Goeken, 1903, Was ist richtig? in: Bienwirtsch. Ctrbl. 1903.

Gottsche, E. M., 1852, Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Krebse und Fliegen, in: Arch. Anat. Physiol., 1852.

Graber, V., 1877, Die Insekten, München.

—, 1880, Über das unicorneale Tracheatenauge, in: Arch. Anat. Physiol. Vol. 17.

*Harting, P., 1868—1872, Gezigtszintuigen der gelede Dieren. Ausschnitte aus: Leerboek van de Grondbeginselen der Dierkunde.

Hesse, R., 1908, Das Sehen der niederen Tiere, Jena.

Hesse, R. und F. Doflein, 1910, Der Tierkörper als selbständiger Organismus, Leipzig-Berlin, Vol. 1.

Hooke, R., 1665, Micrographia, London.

Jonescu, C. N., 1909, Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 45, 1909.

Klug, 1831, Über das Verhalten der einfachen Stirn- und Scheitelaugen bei den Insekten mit zusammengesetzten Augen, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, phys. Kl., 1831.

Kolbe, H. G., 1893, Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin.

*Krancher, 1902, Kleines Lexikon der Bienzucht und Bienenkunde.

Link, E., 1908, Über die Stirnaugen einiger Lepidopteren und Neuropteren, in: Zool. Anz., Vol. 33, 1908.

—, 1909, Über die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Anat., 1909.

—, 1909, Über die Stirnaugen der hemimetabolen Insecten, ibid.

Lowne, B. Th., 1878, On the modification of the simple and compound eyes in Insects, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 169, 1878.

—, 1883, On the structure and functions of the eyes of Arthropoda, in: Proc. Roy. Soc. London, Vol. 35, 1883.

Lubbock, J., 1889, Die Sinne und das geistige Leben der Thiere insbesondere der Insekten. Übersetzt von W. Marshall, Leipzig.

Müller, J., 1826, Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Thiere, Leipzig.

—, 1829, Fortgesetzte anatomische Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Insekten und Crustaceen, in: Arch. Anat. Physiol. 1829.

Notthaft, J., 1880, Über die Gesichtswahrnehmungen vermittelst des Facettenauges, in: Abh. Senckenberg. nat. Ges. Frankfurt, Vol. 12, 1880.

—, 1886, Die physiologische Bedeutung des facettirten Insektenauges, in: Kosmos, Vol. 18, 1886.

Packard, A. S., 1898, A text-book of entomology including the anatomy, physiology, embryology and metamorphoses of Insects, New-York, London.

Pappenheim, 1847, Remarques à l'occasion d'un mémoire de M. Dujardin sur les yeux des Insectes, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 25, 1847.

Parsons, G., 1831, An acount of the discoveries of Müller and others in the organs of vision of Insects and the Crustacea, in: Mag. nat. Hist., Vol. 4, 1831.

*Peytoureau, A., 1891, Le sens de la vue chez les Arthropodes, in: Rev. Sc. nat. Quest., 1891 (war in keiner Bibliographie zu finden).

Plateau F., 1885, Recherches expérimentales sur la vision chez les In-

sectes. Les Insectes distinguent-ils la forme des objects? in: Bull. Acad. Sc. Belgique (3), Vol. 10, 1885.

Plateau, F., 1887, Recherches expérimentales sur la vision chez les Insectes, ibid., Vol. 14, 1887.

—, 1888, Recherches expérimentales sur la vision chez les Insectes, ibid., Vol. 16, 1888.

—, 1889, Recherches expérimentales sur la vision chez des Arthropodes, in: Mém. couronnés Acad. Roy., Vol. 43, 1889.

Poletajew, 1884, Über die Ocellen und ihr Sehvermögen bei den Phryganiden, in: Horae Soc. entomol. Ross., Vol. 18, 1884.

Porterfield, W., 1759, A treatise on the eye, the manner and phenomena of vision, Edinburgh.

Pütter, A., 1908, Organologie des Auges, in: Graefe-Saemisch, Handb. ges. Augenheilk., Teil 1, Vol. 2, 1908.

Réaumur, 1740, Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, Vol. 5, Paris.

*Rothschütz, 1887, Illustriertes Lehrbuch der Bienenzucht.

*Ruete, 1861, Über die Einheit des Princips im Bau der Augen bei verschiedenen Thierklassen und besonders über das Sehen der Insekten mit polyedrischen Augen.

Schönfeld, 1865, Kleine Beiträge zur Bienenkunde, in: Bienen-Ztg., Vol. 21, 1865.

*Schmidt u. Kleine, 1865, Leitfaden der Bienenzucht?

de Serres, M., 1813, Mémoires sur les yeux composés et les yeux lisses des Insectes, Montpellier, Deutsch von R. F. Dieffenbach, Berlin 1826.

*—, 1814, Memoir upon the compound and smooth or simple eyes of Insects and on the manner in which these two species of eyes occur in vision, in: Phil. Mag., 1814.

Smalian, C., 1894, Altes und Neues aus dem Leben der Ameisen, in: Ztschr. Naturw., Vol. 67, 1894.

Swammerdam, J., 1738, Biblia naturae, Leydae.

Tiebe, 1889, Die vergleichenden Versuche Plateau's über das Sehvermögen von Insekten und Wirbeltieren, in: Biol. Ctrbl., Vol. 8. p. 725.

Treviranus, G. R., 1828, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Sinneswerkzeuge des Menschen und der Thiere, Bremen.

Viallanes, H., 1893, Apérçu général de l'organisation du système nerveux des Articulés, in: Ann. Sc. nat. (7), Zool., Vol. 14, 1893.

*Zacharias, Das Sehvermögen der Insekten, in: Monatl. Mitt. Gesamtgeb. Naturw., Jg. 7.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Untersuchungen zur Frage nach dem Vorkommen von Farbensinn bei Fischen.

Von

C. Hess, Würzburg.

Mit 1 Abbildung im Text.

I.

In früheren Untersuchungen [1]) bemühte ich mich zu zeigen, auf welchen Wegen die bis dahin nur mit Laienversuchen bearbeiteten Fragen nach dem Lichtsinne bei Fischen vom Standpunkte der wissenschaftlichen Farbenlehre in Angriff genommen werden können. Meine mit neuen, messenden Methoden vielfach variierten Versuche ergaben übereinstimmend, daß die bisher untersuchten Fische sich durchweg so verhalten, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind wie die eines total farbenblinden Menschen.

In einer neueren Darstellung (1911) erwähnt Loeb einzelne meiner Versuche an Fischen und macht dazu folgende unrichtige Angabe: „Man darf aber nicht vergessen, dass in diesen Versuchen an Tieren nur die relative orientierende Wirkung der Strahlen auf positiv heliotropische Fische untersucht wurde und nicht die Helligkeitsempfindungen dieser Tiere.“ Loeb übergeht hier einen wesentlichen Teil der von mir mitgeteilten

1) Hess, Untersuchungen über den Lichtsinn bei Fischen, in: Arch. Augenheilk., Vol. 64 (1909); Experim. Untersuch. z. vergl. Physiol. d. Gesichtssinnes, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 142 (1911).

Befunde, denn bei meinen Fütterungsversuchen im Spektrum hatte ich gerade die „Helligkeitsempfindungen" der Fische zum Gegenstande der Untersuchung gemacht. Schon durch diese Tatsache ist also Loeb's Behauptung genügend widerlegt; doch sei darauf hingewiesen, daß auch meine kürzlich (1911) mitgeteilten neuen Versuche mit farbigem Futter auf andersfarbigem Grunde (in: Arch. ges. Physiol., Vol. 142) sich wiederum gerade mit der Helligkeitswahrnehmung der Fische beschäftigen.

Bei Cephalopoden habe ich in Parallelversuchen die pupillomotorische Wirkung verschiedener homogener Lichter und die Ansammlung der jungen, zum Hellen schwimmenden Tiere im Spektrum untersucht und gezeigt, daß letztere nach jenen Teilen des Spektrums gehen, welche die stärkste Pupillenverengerung hervorrufen; also auch hier habe ich nicht bloß die „relative orientierende Wirkung der Strahlen" untersucht, sondern wiederum auch die „Helligkeitsempfindungen" der Tiere.

Die von mir auf verschiedenen, voneinander unabhängigen Wegen erhaltenen Befunde führten alle zu dem gleichen Ergebnisse und genügen zur Widerlegung der Loeb'schen Hypothese über die Bewegungen der Tiere zum Lichte sowie der von ihm noch immer vertretenen Behauptung von der Identität dieser Erscheinungen mit dem pflanzlichen Heliotropismus.

In den letzten Jahren haben mit der Farbenlehre nicht vertraute Autoren wiederholt versucht, die übliche Annahme eines Farbensinnes bei Fischen durch neue Angaben zu stützen. Die Versuche Bauer's (1910) sind ganz ohne Kenntnis der Farbenphysiologie in unzulänglicher Weise angestellt, seine Beobachtungen sowie seine Angaben über die Befunde Anderer sind zum großen Teile falsch; ich darf daher von einer Besprechung derselben hier absehen.

Wesentlich sorgfältiger sind v. Frisch's [1]) Versuche angestellt; aber auch sie wären bei genauerer Vertrautheit mit der wissenschaftlichen Farbenlehre gewiß nicht als Stütze für die Annahme eines Farbensinnes bei Fischen mitgeteilt worden. Wenn auch die Unhaltbarkeit der Auffassung v. Frisch's zum großen Teile schon aus meinen inzwischen (1911) veröffentlichten neuen Untersuchungen über den Lichtsinn bei Fischen erhellt, scheint es doch zur Vermeidung weiterer Irrtümer geboten, wenigstens einzelne Punkte seiner Darstellung kurz zu besprechen.

Seine Annahme eines Farbensinnes bei Fischen stützt v. Frisch auf 3 Gruppen von Angaben.

Zunächst wiederholt er verschiedene Behauptungen Bauer's, die ich, z. T. schon früher, alle als falsch nachgewiesen habe. So schreibt er:

1) v. Frisch, Ueber den Farbensinn der Fische, in: Verh. deutsch. zool. Ges., 1911.

„Ich möchte Ihnen nur einen von den Bauer'schen Versuchen anführen, der wohl als Beweis für einen Farbensinn gelten kann"; er zitiert dann Bauer's Angabe, nach der helladaptierte Atherinen aus dem Rot ins Dunkle fliehen sollen. Durch Wiederholung dieses Versuches kann man sich leicht überzeugen, daß die Atherinen nie das von Bauer behauptete Verhalten zeigen.

Gegen meine Beobachtungen an *Julis pavo* führt v. Frisch fälschlich an, bei den Versuchen, in welchen ich die Verkürzung des Spektrums für diese Fische nachgewiesen habe, seien die Tiere dunkeladaptiert gewesen „und könnten sich bei Helladaptation anders verhalten haben". Schon aus meiner ersten Darstellung (1909) ist auch für den Laien ersichtlich, daß meine Fische bei den fraglichen Versuchen nicht dunkeladaptiert waren. Auch diese Angabe v. Frisch's ist somit schon durch meine früheren Mitteilungen erledigt; doch sei noch darauf hingewiesen, in wie einfacher Weise man sich mit meinen kürzlich mitgeteilten Methoden (in: Arch. ges. Physiol., Vol. 142, p. 411ff.) davon überzeugen kann, daß die geringen Helligkeitswerte roter Lichter für die bisher untersuchten Fische auch bei Helladaptation derselben nachzuweisen sind.

Weiter zitiert v. Frisch folgende Angabe Bauer's: „Auch eine andere Fischart, *Charax puntazzo*, die sich als nicht phototactisch erwies, strebte in gleicher Weise aus dem Rot ins Blau resp. ins Dunkel." v. Frisch erwähnt hier nur die unrichtigen Angaben Bauer's, deren Unhaltbarkeit ich bereits eingehend erörtert hatte, und übergeht meine früheren Untersuchungen (1909), in welchen ich für *Charax* positive Phototaxis nachwies; er übergeht ferner die gleichfalls bereits früher (1910) von mir eingehend besprochene Tatsache, daß Bauer's Versuche bei *Charax* schon deshalb für seine Auffassung völlig wertlos sind, weil dieselben nicht im Dunkelzimmer, sondern in belichteten Räumen vorgenommen wurden. Es handelt sich hier um photometrische Bestimmungen, bei welchen selbstverständlich außer den zu untersuchenden alle Lichtquellen aufs sorgfältigste ausgeschaltet werden müssen. Was würde man wohl von einem Physiker denken, der die photometrische Bestimmung zweier Lichtquellen in einem hellen Raume vornehmen wollte, in dem die Photometerflächen nicht nur von den zu prüfenden Lichtern, sondern auch vom Zimmerlichte in ganz unkontrollierbarer Weise mitbeleuchtet werden?

Seine Annahme, daß die Fische Farbensinn besitzen müßten, stützt v. Frisch weiter auf die von ihm gemachte Beobachtung, daß *Crenilabrus* (eine zu den Labriden gehörige bunte Fischart), wenn er sie längere Zeit in rotem Lichte hielt, rötlich wurden, während in grünem Lichte gehaltene Exemplare grün wurden. Er fragt: „Woran sollten die Fische, die hier Wochen lang in monochromatischem Lichte gehalten wurden, erkennen, daß sie in rotem, resp. grünem Lichte sind, wenn sie es nicht qualitativ verschieden sehen?“

Für die Frage nach einem etwaigen Farbensinne bei Fischen können diese Versuche schon deshalb nicht in Betracht kommen, weil v. Frisch versäumte, den nach meinen Arbeiten naheliegenden und unerläßlichen Kontrollversuch anzustellen, wie sich die Färbung seiner Fische bei Einwirkung solcher farbloser Reizlichter verhält, deren Helligkeitswert mit dem farblosen Helligkeitswerte seiner roten und grünen Lichter übereinstimmt.

Doflein (1910) fand, daß gewisse Krebse (*Leander xiphias*), die bei gewöhnlichen Belichtungsverhältnissen „kräftig grüne Färbung“ zeigten, nach Dunkelaufenthalt von 3 Wochen im allgemeinen rot gefärbt waren, auch *Leander aspersus* war nach 14 Tagen Dunkelaufenthalt am ganzen Körper rötlich gefärbt. Wenn die Sehqualitäten bei *Leander* ähnliche oder die gleichen sind wie bei allen anderen bisher von mir untersuchten Krebsen und beim total farbenblinden Menschen, so wird derselbe auch bei Einwirkung roten Lichtes, das für ihn nur sehr geringen Helligkeitswert hat, rot werden, und doch zeigt das Rotwerden bei Verdunkelung, daß dieses nicht auf Wahrnehmung der roten Farbe bezogen werden kann.

Auch diese Erfahrungen an Krebsen mußten also nahelegen, zu prüfen, ob nicht auch bei jenen Fischen schon Lichtstärkenverminderung allein auf ihre Färbung von entsprechendem Einflusse sein kann. Denn auch für sämtliche bisher von mir untersuchten Fischarten hat rotes Licht, ebenso wie für den total farbenblinden Menschen, nur relativ geringen Helligkeitswert, und der Aufenthalt in monochromatischem rotem Lichte wird daher auch hier im wesentlichen ähnlich wirken können wie entsprechende Lichtstärkenverminderung eines farblosen Reizlichtes bzw. wie völlige Verdunkelung. In analoger Weise müßten bei Untersuchung der Wirkung grünen Lichtes auf die Färbung von *Crenilabrus* Kontrolltiere einem farblosen Lichte von gleichem farblosem Helligkeitswerte unter sonst genau gleichen Bedingungen ausgesetzt werden usw.

Im Hinblicke auf das Gesagte stellte ich u. a. folgende Ver-

suche an: Von einer größeren Zahl von *Crenilabrus* brachte ich eine Hälfte in ein Aquarium, das, allseitig von rubinrotem Glase umschlossen, in einem hellen Zimmer mit mattweißen Wänden aufgestellt war; die andere Hälfte kam in ein zweites, gleich großes Aquarium, das allseitig mit schwarzem Karton und schwarzem Tuche lichtdicht verdeckt war. Temperatur, Wasser und Lüftung[1]) waren in beiden Aquarien gleich. Die Tiere wurden jeden zweiten Tag für etwa 1 Minute aus ihren Behältern geholt und auf ihre Färbung untereinander verglichen. Nach 8tägiger Dauer des Versuches konnten weder ich noch einige zugezogene Beobachter irgendwelchen Unterschied in der Färbung zwischen den lange unter Lichtabschluß und den hinter rubinroten Gläsern gehaltenen Tieren wahrnehmen.

Auch aus diesem Versuche folgt die Unzulässigkeit des Schlusses, den v. Frisch aus seinen Befunden zog.

Die *Crenilabrus*, die sich 8 Tage im roten Lichte bzw. im Dunkeln befunden hatten, hielt ich nun weiterhin 3 Wochen lang bei Tageslicht, ohne daß es mir möglich gewesen wäre, eine deutliche Änderung ihrer Färbung wahrzunehmen. Ich muß es dahingestellt sein lassen, inwieweit hier etwa Verschiedenheiten der Art, der Jahreszeit, des Alters oder irgendwelche andere Einflüsse mitspielen; jedenfalls waren die von mir benützten, mir durch Herrn Kollegen Cori aus Triest freundlichst übermittelten, sehr kräftigen und bunten Exemplare von *Crenilabrus* zu farbenphysiologischen Untersuchungen der fraglichen Art nicht geeignet.

Eine weitere Gruppe von Versuchen stellte v. Frisch mit Ellritzen (*Phoxinus laevis*) an, für die er angibt, daß sie sich nicht nur der Helligkeit, sondern auch der Farbe des Untergrundes anpassen, indem sie auf gelbem oder rotem Grunde ihre gelben Pigmentzellen am ganzen Rücken und an den Seiten, außerdem rote Pigmentzellen an bestimmten Körperstellen expandieren. Die Anpassung an die Helligkeit des Untergrundes erfolge viel rascher als jene an die Farbe, erstere in wenigen Sekunden, letztere in Stunden.

Der Hauptversuch v. Frisch's besteht darin, daß er ein Grau „auf glänzendem Kopierpapier" zu finden suchte, „das den Fischen

---

1) Bei Flachfischen kann, wie van Rijnberk (1906) zeigte, auch die mehr oder weniger große Glätte bzw. Rauhigkeit des Bodens auf die Expansion der Pigmentzellen der Haut von Einfluß sein.

von derselben Helligkeit erschien, wie ein bestimmtes gelbes Glanzpapier". [1]) . . . „Es fand sich ein Grau, das für die Fische offenbar den gleichen Helligkeitswert hatte wie das Gelb; denn wurde der eine auf das Grau, der andere auf das Gelb gesetzt, so blieben sie untereinander gleich hell." Auch hier unterläßt v. Frisch die Vornahme eines unerläßlichen Kontrollversuches: seine Annahme, das gleichhelle Aussehen der Fische lasse darauf schließen, daß ihnen der Grund gleich hell erscheine, hat zur Voraussetzung, daß die Fische auch die kleinsten von ihnen wahrgenommenen Helligkeitsverschiedenheiten des Grundes in einer entsprechenden Verschiedenheit ihres Aussehens zum Ausdrucke bringen. Davon kann aber, wie die folgenden Versuche zeigen, keine Rede sein, und schon damit erledigen sich alle Schlüsse, die v. Frisch auf seine irrige Annahme gründet. Wie der Physiker, ehe er eine Messung vornimmt, das Meßinstrument auf seine Zuverlässigkeit prüft, muß hier der Beobachter vor allem feststellen, welches die kleinsten Lichtstärkenunterschiede des Grundes sind, die eben noch in deutlichen Unterschieden des Aussehens der Fische zum Ausdrucke kommen.

Zur Prüfung der Annahme v. Frisch's ging ich bei einer Reihe von Versuchen so vor, daß ich verschiedene Gruppen von Ellritzen in Behältern mit Glasboden [2]) auf verschiedene tonfreie, mattgraue Papiere brachte, deren relatives Lichtremissionsvermögen ich photometrisch bestimmt hatte; ich fand auf diese Weise verschieden hell- bezw. dunkelgraue Papiere, auf welchen die verschiedenen Fisch-

1) Es ist bekanntlich eine der ersten Regeln bei farbenphysiologischen Versuchen, nur mit matten (d. h. nicht glänzenden) Pigmentpapieren zu arbeiten, da ja für bestimmte Richtungen des zurückgeworfenen Lichtes die Farbe des Papiers durch den Glanz unterdrückt bzw. durch jene des auffallenden Lichtes ersetzt wird. Besonders bedenklich ist die Anwendung des Glanzpapiers, wenn es sich, wie hier, um photometrische Versuche handelt; kann doch ein schwarzes Glanzpapier uns bekanntlich bei entsprechender Lage zur Lichtquelle viel heller erscheinen als eine mattweiße Fläche. Von allen wissenschaftlichen Erörterungen sind mit Glanzpapieren angestellte Versuche von vornherein auszuscheiden.

2) Auch die Gefäße mit Glasboden können unter Umständen durch Reflexion des Lichtes von letzterem zu Irrtümern Anlaß geben; diese Fehlerquelle bei v. Frisch's Versuchen läßt sich zunächst weniger leicht umgehen (doch ist solches z. B. mit der weiter unten von mir beschriebenen Methode möglich); um so mehr muß vermieden werden, durch Benützung von Glanzpapier noch weitere, größere Fehlerquellen einzuführen.

gruppen gleiche Färbung zeigten. Um Flächen von kontinuierlich und meßbar variabler Lichtstärke zu erhalten, stellte ich mir folgende Vorrichtung her (vgl. Fig. A): Im Innern eines etwa 1 m langen, innen mattschwarzen Tunnels T ist eine NERNST-Lampe L meßbar verschieblich, die eine mattweiße, am einen Ende des Tunnels unter einem Winkel von 45° zu dessen Achse aufgestellte Fläche F bestrahlt. Das von dieser Fläche diffus zurückgeworfene Licht gelangt durch einen mattschwarzen Schlot S von quadratischem Querschnitte auf den gläsernen Boden des Bassins B mit den Fischen.

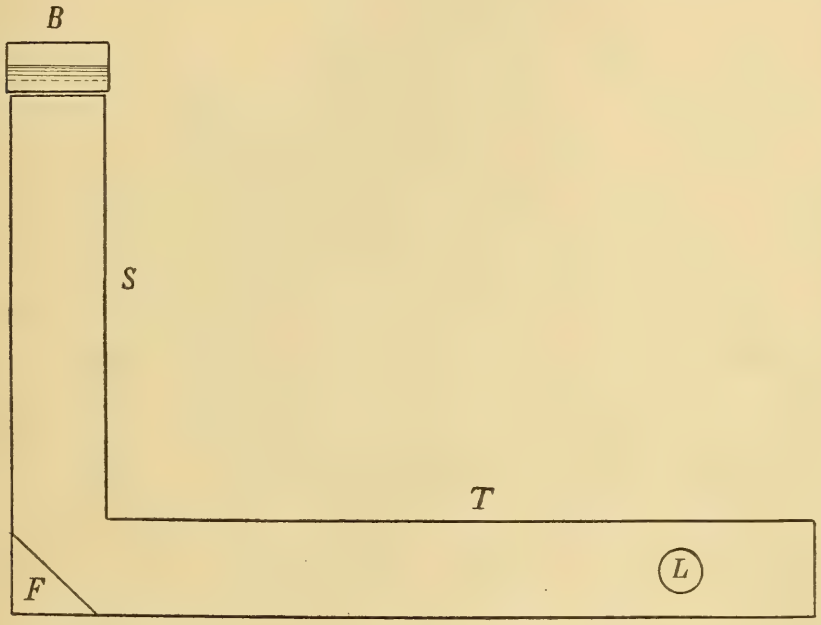


Fig. A.

Dicht neben dieser ersten befindet sich eine zweite, genau gleiche Vorrichtung. Der ganze Apparat ist in einem Zimmer mit mattschwarzen Wänden in passender Entfernung von einem seitlich angebrachten Fenster so aufgestellt, daß der von oben auf die beiden nebeneinander stehenden Bassins blickende Beobachter die Färbung der beiden Fischgruppen im auffallenden schwachen Tageslichte bequem vergleichen kann. Durch passendes Verschieben einer jeden der beiden Lampen können den Unterlagen, auf welchen die beiden Fischgruppen sich befinden, innerhalb ziemlich weiter Grenzen beliebig verschiedene Lichtstärken gegeben werden.

Bei zahlreichen Versuchen nach den beiden hier geschilderten Methoden fand ich übereinstimmend, daß Ellritzen, die einige Zeit auf verschieden lichtstarken (angenähert farblosen) Unterlagen ge-

standen hatten, durchschnittlich selbst dann noch nicht merklich verschieden hell erschienen, wenn die Lichtstärke der einen Unterlage 5—6mal größer war als die der anderen. Ja, selbst bei 10mal größerer Lichtstärke der einen Unterlage waren die auf ihr befindlichen Fische nicht immer heller gefärbt als die auf der dunkleren. Damit ist v. Frisch's Annahme genügend widerlegt; denn mit verschiedenen von mir früher angegebenen Methoden läßt sich leicht zeigen, daß viele Fische Lichtstärkenunterschiede schon mit Sicherheit wahrnehmen, die sich wie 1 : 1,23 verhalten.

Da somit die Fische auf farblosen Unterlagen von beträchtlich verschiedenen Lichtstärken nicht merklich verschieden gefärbt erscheinen, darf auch aus gleichem Aussehen derselben auf verschieden farbigen Unterlagen nicht, wie v. Frisch wollte, geschlossen werden, daß ihnen diese farbigen Lichter gleich hell erscheinen. Die Fische passen sich eben dem Grunde nicht entfernt so genau an, wie v. Frisch annahm, ohne einschlägige Versuche zu machen. Daher ist seine Methode für Licht- und Farbensinnuntersuchungen bei Fischen nicht in dem von ihm gewollten Sinne verwertbar.

Bringt man von den Ellritzen eine Gruppe auf mattweißen, die andere auf mattschwarzen Grund, so werden freilich die Fische der letzteren Gruppe in der Regel deutlich dunkler als die der ersteren; aber hier ist die Lichtstärke der weißen Fläche durchschnittlich um etwa das 60—80 Fache größer als die der schwarzen. Um irgend verwertbare Lichtsinnuntersuchungen anstellen zu können, müßten die Fische aber auf wesentlich kleinere Lichtstärkenunterschiede regelmäßig mit entsprechenden Änderungen ihres Aussehens reagieren.

Ich brauche nach dem Mitgeteilten nicht noch alle anderen Versuche aufzuzählen, die ich zur Prüfung der Angaben v. Frisch's mit Ellritzen anstellte; nur die folgenden Beobachtungen mit farbigen Papieren seien kurz erwähnt. Ich brachte frühmorgens 3 Gruppen von Ellritzen je auf eine weiße, eine schwarze und eine für uns leuchtend rote (nicht glänzende) Papierfläche. Sie standen nebeneinander so an einem Nordfenster, daß alle gleichmäßig belichtet waren; die Tiere blieben ungestört 8—9 Stunden lang in dieser Stellung und wurden dabei häufig auf ihr Aussehen kontrolliert. Im allgemeinen waren die auf der weißen Fläche deutlich heller als die auf der schwarzen, die auf der roten Fläche in der Regel von jenen auf der schwarzen nicht merklich verschieden; vereinzelt

fand ich sie jenen auf der weißen Fläche ähnlicher als jenen auf der schwarzen. Entsprechende Versuche stellte ich mit schwarzen, weißen und für uns leuchtend gelben Flächen an. Auch hier waren die Fische auf dem Gelb oft kaum oder gar nicht merklich von jenen auf dem Schwarz verschieden.[1]) Auch solche Versuche zeigen aufs neue, daß v. Frisch's Methoden für die in Rede stehenden wissenschaftlichen Zwecke nicht genügend zu verwerten sind. Daß auch für Ellritzen ebenso wie für den total Farbenblinden rote Lichter sehr geringen Helligkeitswert haben, läßt sich mit meinen früher mitgeteilten Fütterungsmethoden leicht in eindringlicher Weise dartun.

Die Ellritzen, die etwa 8 Stunden lang auf gelbem oder rotem Grunde gestanden hatten, zeigten bei keinem meiner Versuche eine deutlich mehr ins Gelbliche oder Rötliche gehende Färbung als jene, die ich auf farblos grauem Grunde gehalten hatte. Damit sollen v. Frisch's Angaben nicht angezweifelt werden, nach welchen auf rotem Grunde „prompt die Rotfärbung auftrat"; es mögen vielleicht individuelle Verschiedenheiten der Fische, verschiedenes Verhalten derselben zu verschiedenen Jahreszeiten etc. mit ins Spiel kommen (ich stellte meine Versuche im Herbst an sehr frischen, lebhaften Tieren an). Bei den von mir benützten Exemplaren trat jedenfalls die Anpassung ihrer Farbe an die der Unterlage nicht in einer für unsere Zwecke genügenden Weise in Erscheinung. Für die Frage nach einem etwaigen Farbensinne dieser Fische aber ist nach den vorher mitgeteilten Messungen eine solche Anpassung auch dann nicht zu verwerten, wenn sie konstant in ausgesprochenerer Weise wahrgenommen werden kann.

1) Eine sichere Beurteilung kleinerer Verschiedenheiten des Aussehens ist nur möglich, wenn man die Tiere auf genau gleich hellen bzw. gleich gefärbten Unterlagen betrachtet, da anderenfalls ihr Aussehen durch den Kontrast mit dem helleren oder dunkleren Grunde beeinflußt werden kann. Ich brachte daher bei einem Teile meiner Versuche die drei Gruppen, nachdem sie längere Zeit auf verschiedenen Unterlagen gestanden hatten, rasch nebeneinander auf eine gleichmäßig dunkle Unterlage und verglich ihr Aussehen im ersten Augenblicke nach solcher Einstellung. Dies hat natürlich den Nachteil, daß die Fische inzwischen ihre Färbung schon wieder geändert haben können, daher versuchte ich stets die Färbungen der Fische auch ohne solche Umstellungen zu ermitteln. Gröbere Verschiedenheiten des Aussehens lassen sich ja auch bei verschieden lichtstarken Unterlagen wenigstens einigermaßen wahrnehmen (v. Frisch gibt nicht an, in welcher Weise er seine Beobachtungen über das Aussehen der Tiere vorgenommen hat).

Nachdem schon meine ersten Untersuchungen an Fischen mich zu dem Ergebnisse geführt hatten, daß „ein bei ihnen etwa vorhandener Farbensinn jedenfalls mindestens hinsichtlich der Helligkeitsverhältnisse der von ihnen gesehenen Farben wesentlich anders geartet sein müsste, als der menschliche", schreibt v. Frisch: „vielleicht aber trifft man das Richtige, wenn man den Fischen einen Farbensinn zuschreibt, der in Bezug auf die Helligkeit, in welcher die Spektralfarben erscheinen, von dem des Menschen abweicht". Er bringt keine Beobachtung, die eine solche Annahme auch nur wahrscheinlich machen könnte, und scheint zu übersehen, wie unwahrscheinlich ein derartiger Farbensinn wäre, bei dem die Helligkeitswerte der einzelnen Farben ganz andere wären als bei uns und doch so weitgehende Übereinstimmung mit jenen beim total farbenblinden Auge zeigten, wie es für den Fisch der Fall ist. Daß ein für unser normales Auge leuchtend helles Rot allen bisher von mir untersuchten Fischen, wie dem total farbenblinden Menschen, nicht anders erscheint als ein sehr dunkles Grau usw., läßt sich mit meinen Methoden auf verschiedenen Wegen eindringlich dartun.

Ich habe mich im Vorstehenden auf die Erörterung des rein Tatsächlichen beschränkt, das zur Widerlegung der Anschauungen v. Frisch's genügt. Von prinzipiellen Erwägungen mögen zunächst nur die folgenden Platz finden: Man betrachtet wohl allgemein die Anpassung des Aussehens der Fische an das des Grundes als eine zweckmäßige Schutzvorrichtung, und die in wenigen Sekunden erfolgende Verdunklung bzw. Aufhellung, die die Fische auf genügend dunklen bzw. hellen Unterlagen zeigen, macht einer derartigen Deutung keine Schwierigkeit. Nicht recht verständlich aber erscheint es, wie eine Expansion der gelben und roten Chromatophoren einen nennenswerten Schutz bieten soll, wenn dieselbe bei Fischen, die sich dauernd auf leuchtend rotem Grunde befinden, „erst nach vielen Stunden" eintritt.

Vom physiologischen Standpunkte sei auf Folgendes hingewiesen: Wenn wir eine frei-rote Fläche mit unbewegtem Auge betrachten, so erscheint diese uns bekanntlich in den ersten Sekunden am schönsten, am meisten „gesättigt" rot; schon nach kurzer Zeit nimmt die „Sättigung" der Farbe allmählich ab, sie erscheint uns immer mehr graulichrot und kann bei fortgesetztem Fixieren sogar mehr oder weniger farblos grau erscheinen, d. h. der farbige Reizwert einer farbigen Strahlung nimmt mit zunehmender Dauer ihrer Wirkung immer mehr ab. Es ist aus der Farbenphysiologie genügend bekannt, in wie großem Umfange diese chromatische Adaptation zur Geltung kommen kann, wenn längere Zeit hindurch die gleichen Netzhautstellen mit einem farbigen Lichte gereizt werden.

Wird ein Fisch auf eine rote Fläche gebracht, so sind infolge der relativ geringen Beweglichkeit seines Kopfes und seiner Augen die Be-

dingungen für die Entwicklung einer solchen chromatischen Adaptation an das rote Reizlicht besonders günstige. Will man nicht annehmen, daß die entsprechenden physiologischen Vorgänge bei den als farbentüchtig angenommenen Fischen ganz andere sind als bei uns — womit man wieder eine ganz neue und angesichts der weitgehenden Übereinstimmung hinsichtlich der farblosen Helligkeitswerte sowie der Adaptation bei Fischen und Menschen wenig wahrscheinliche Hypothese einführen würde —, so wird auch beim Fische eine chromatische Adaptation des Sehorgans erfolgen und dementsprechend der farbige Reizwert der roten Fläche um so geringer werden, je länger das Tier sich auf ihr befindet. Man wird dann zu der Annahme genötigt, daß das Ellritzenauge nicht imstande ist, die Expansion der gelben und roten Chromatophoren in den ersten Minuten zu vermitteln, solange der rote Grund für dasselbe noch einen verhältnismäßig großen farbigen Reizwert haben kann, sondern erst nach vielen Stunden, nachdem ausgiebige chromatische Adaptation erfolgt und der farbige Reizwert des Grundes entsprechend gering geworden ist.

Ich betone, daß ich hier nur einen Teil der Bedenken zur Sprache bringe, auf die ich beim Lesen der Arbeit v. Frisch's aufmerksam wurde, und behalte mir vor, wenn es erforderlich werden sollte, noch auf weitere Einwände einzugehen. Zunächst glaube ich hiervon absehen zu können, da schon das Vorstehende genügend zeigt, wie wenig v. Frisch's Versuche geeignet sind, als Stütze für die Annahme eines Farbensinnes bei Fischen zu dienen.[1])

Es ist nicht schwer, sich durch verhältnismäßig einfache Versuche davon zu überzeugen, wie überraschend genaue Bestimmungen mit den von mir entwickelten Methoden der Lichtsinn-Untersuchung bei Fischen möglich sind, während die von der Färbung der Unterlage abhängigen Änderungen des Aussehens der in Rede stehenden Fische nur ein ganz unzulängliches Urteil über die Helligkeitswahrnehmungen der letzteren gestatten. Wer sich der kleinen Mühe unterzieht, b e i d e Methoden aus eigener Anschauung kennen zu lernen, wird gewiß die Frage nach einem etwaigen Farbensinne bei den in Rede stehenden Fischen nicht mehr auf diesem zweiten Wege in Angriff nehmen wollen.

---

1) Ich habe schon früher wiederholt auch mit der Schachtassel (*Idothea tricuspidata*) Versuche angestellt, für die bekanntlich Paul Mayer eine Änderung der Färbung bei Übergang von dunklem auf hellen Grund nachgewiesen hat. Aber auch hier fand ich für die von mir untersuchten Exemplare, daß ihre Anpassung an den Grund keine genügend genaue ist, um als Grundlage für wissenschaftlich verwertbare Lichtsinnstudien dienen zu können. Weitere Untersuchungen werden zeigen müssen, ob es für derartige Studien geeignete Tierarten gibt.

II.

Bei allen meinen bisherigen Erörterungen über den Lichtsinn der Fische habe ich mich auf Untersuchung und Darstellung der rein tatsächlichen Verhältnisse beschränkt, die ja unter allen Umständen für unsere Auffassung in letzter Linie ausschlaggebend sein müssen. Da aber vielfach, insbesondere auch in zoologischen Kreisen, die Neigung besteht, die Frage nach einem Farbensinne der Fische aus allgemein theoretischen Gesichtspunkten zu erörtern, ist es vielleicht nicht ganz überflüssig, die tatsächlichen Grundlagen derartiger Überlegungen einer näheren Betrachtung zu unterziehen.

Seitdem Darwin zuerst die Möglichkeit betonte, daß die Farbe der männlichen Fische zunächst als eine geschlechtliche Zierde erlangt worden sei, hat man vielfach die Annahme eines Farbensinnes bei Fischen mit dem Hinweise auf die schöne Färbung mancher Arten zu begründen versucht. Darwin's Darstellung der ganzen Frage ist vielen späteren auch heute noch so weit überlegen, daß die wesentlichsten Stellen derselben hier Platz finden mögen (Abstammung des Menschen, Vol. 2, p. 14).

„Daß bei den Fischen eine nahe Beziehung zwischen ihren Farben und ihren geschlechtlichen Funktionen existiert, können wir sehr deutlich sehen, erstens daraus, daß die erwachsenen Männchen gewisser Species verschieden von den Weibchen und oft viel brillanter gefärbt sind, zweitens daraus, daß diese selben Männchen, solange sie unreif sind, den reifen Weibchen gleichen, und endlich daraus, daß die Männchen selbst der Species, welche zu allen anderen Zeiten des Jahres in der Färbung mit den Weibchen identisch sind, oft während der Zeit des Laichens brillantere Färbung erhalten. Wir wissen, daß die Männchen in ihrer Bewerbung äußerst eifrig sind und zuweilen verzweifelt miteinander kämpfen. Wenn wir annehmen dürfen, daß die Weibchen die Fähigkeit haben, eine Wahl auszuüben und die schöner verzierten Männchen zu wählen, werden die sämtlichen oben erwähnten Tatsachen nach dem Prinzip der geschlechtlichen Zuchtwahl verständlich.

Bei einigen Fischen können, wie bei vielen der niedrigsten Tiere, glänzende Farben das direkte Resultat der Natur ihrer Gewebe und der Wirkung der umgebenden Bedingungen sein ohne irgendwelche Hilfe einer Zuchtwahl. Vielleicht ist der Goldfisch (*Cyprinus auratus*), wenigstens nach der Analogie der Goldvarietät des gemeinen Karpfens zu urteilen, ein hier einschlagender Fall, da er seine glänzenden Farben einer einzigen plötzlich auftretenden Abänderung verdanken dürfte infolge der Bedingungen, welchen dieser Fisch im Zustande der Gefangenschaft unterworfen ist. Es ist indessen wahrscheinlich, daß diese Farben durch

künstliche Zuchtwahl intensiver geworden sind, da diese Species in China seit einer sehr entlegenen Zeit schon sorgfältig gezüchtet wird....

Unter natürlichen Verhältnissen scheint es nicht wahrscheinlich, daß so hoch organisierte Wesen wie Fische, und welche unter so komplizierten Bedingungen leben, brillant gefärbt werden sollten, ohne aus einer so bedeutenden Veränderung irgend einen Nachteil oder Vorteil zu erlangen, folglich also auch ohne das Dazwischentreten natürlicher Zuchtwahl....

Es ist möglich, daß gewisse Fische auffallend gefärbt worden sind, um Vögel und Raubtiere zu warnen, weil sie ungenießbar sind (wie auseinandergesetzt wurde, als die Raupen besprochen wurden); es ist aber, wie ich glaube, nicht bekannt, daß irgendein Fisch, wenigstens kein Süßwasserfisch, deshalb verschmäht würde, weil er fischfressenden Tieren widerwärtig wäre. Im ganzen ist die wahrscheinlichste Ansicht in bezug auf die Fische, bei denen beide Geschlechter brillant gefärbt sind, die, daß ihre Farben von den Männchen als eine geschlechtliche Zierde erlangt worden und dann in einem gleichen oder nahezu gleichen Grade auf das andere Geschlecht überliefert worden sind."

Hier wie bei späteren einschlägigen Erörterungen ist eine Tatsache von einschneidender Bedeutung nicht berücksichtigt: man nahm stillschweigend an, daß die Fische in ihrer natürlichen Umgebung die Farben ihrer Genossen unter ähnlichen physikalischen Bedingungen wahrnehmen wie wir bei Betrachtung derselben in Luft oder in relativ kleinen Aquarien. Einer solchen Annahme wird bis zu einem gewissen Grade wohl Vorschub geleistet durch die verbreitete Neigung, in halbpopulären Schriften optische Querschnitte durch das Meer mit Grund und Felsen darzustellen und dabei zwar das Wasser durch blaue oder grüne Farbe anzudeuten, aber die in der Tiefe befindlichen Tiere in den leuchtenden Farben wiederzugeben, die sie nur bei Betrachtung in Luft oder unter einer relativ dünnen Wasserschicht zeigen können. Wenn diese Tiere sich aber auch nur einige Meter unter der Wasseroberfläche befinden, müssen sie einem in ihrer Nähe befindlichen farbentüchtigen Menschenauge in zum Teile wesentlich anderen Farben erscheinen als an der Oberfläche.

Das Wasser absorbiert von den langwelligen Strahlen so viel, daß, wie z. B. schon Bunsen zeigte, eine Wasserschicht von nur 2 m Durchmesser bereits deutlich blau erscheint. Spring (1893) wiederholte solche Versuche mit 5 m dicken Wasserschichten und fand solche schön blau. Soret u. Sarasin (1884) sahen bei spektroskopischer Untersuchung einer 2 m langen Wassersäule in der Gegend des Orange (Wellenlänge von ca. 600 $\mu\mu$) einen dunklen Streifen; war die Wasserschicht 4—8 m lang, so wurde dieser Streif

dunkler, und das Spektrum erschien am langwelligen Ende verkürzt. v. Aufsess (1903, s. dort auch die ältere Literatur) fand bei spektroskopischer Untersuchung des Wassers verschiedener bayerischer Seen den Absorptionskoeffizienten pro Meter für rotes Licht von ca. 600 $\mu\mu$ Wellenlänge durchschnittlich ungefähr = 0,3 (zum Teile noch etwas höher). Das besagt, daß bei einer Schichtdicke von 2 m schon angenähert die Hälfte des auffallenden roten Lichtes (von 600 $\mu\mu$) zurückgehalten wird; bei einem Absorptionskoeffizienten von ca. 0,4, wie er für einzelne Seen gefunden wurde, gelangt zu einer Tiefe von 3 m nur noch etwa $^1/_5$ des auffallenden roten Lichtes von 600 $\mu\mu$ usw.

Von dem Einflusse klaren Meerwassers auf vorwiegend rote Lichter auch bei Schichtdicken von nur 3—4 m kann man schon durch primitive Versuche eine gewisse Vorstellung gewinnen: wenn man etwa eine farbige Tafel, die uns in Luft leuchtend rot erscheint, an einer gut belichteten Stelle ins Meer versenkt, so erscheint sie uns schon bei 2 m Tiefe in einem ziemlich „ungesättigten", mit Dunkelgrau verhüllten Rot, in etwas größerer Tiefe fast farblos dunkelgrau. Beim Baden, z. B. in der Nordsee, deren Wasser eine vorwiegend grünliche Farbe hat, sieht man oft die Spitze des nach unten ausgestreckten Fußes blaß grünlich. Der Abstand der Fußspitze von der Wasseroberfläche beträgt hier etwa $1^1/_2$ m; auf dem Wege von etwa 3 m, den die einfallenden Strahlen im Wasser zurücklegen, bis sie zum Auge gelangen, wird also schon ein so beträchtlicher Teil der roten Strahlen zurückgehalten, daß die in Luft oder nahe der Wasseroberfläche rötlich gesehene Haut uns bereits grünlich erscheint usw.

Farbige Gegenstände, die uns in Luft schön rot, rotgelb oder gelb erscheinen, werden in Tiefen von mehr als etwa 8—10 m [1]) auch einem farbentüchtigen Auge im allgemeinen nur ziemlich schwach rötlich bzw. gelblich grau oder rein grau bis schwarz erscheinen, selbst wenn wir sie dort aus unmittelbarer Nähe betrachten können.

Bei allen Fischen, die dauernd in größeren Tiefen als etwa 8—10 m leben, können somit rote, rotgelbe und gelbe Färbungen als Schmuckfarben schon deshalb kaum in Betracht kommen, weil dieselben den Artgenossen auch dann nur sehr „ungesättigt" bzw. grau erscheinen müßten, wenn diese einen dem unsrigen ähnlichen oder gleichen Farbensinn besäßen. (Die Zeichnung der Fische dagegen

1) Die Grenzen werden natürlich je nach der Zusammensetzung des Wassers, dem Stande der Sonne, der Bewölkung etc. innerhalb gewisser Breiten schwanken, daher lassen sich allgemein gültige Zahlen nicht wohl geben.

kann in solchen Tiefen wohl noch als „Schmuckzeichnung“ zur Geltung kommen: nur wird das Muster, das sich uns in Luft z. B. in Gestalt roter oder gelber Linien oder Streifen, Flecken oder Punkte auf grünem oder blauem Grunde darstellt, dort auch dem farbentüchtigen Auge sich etwa in Gestalt dunkelgrauer oder schwarzer Streifen usw. auf vorwiegend grünem bzw. blauem Grunde darstellen.)

Die grünen, blaugrünen und blauen Färbungen an Fischen pflegt man wohl mit Recht vorwiegend als Schutzfarben anzusehen.

Wollte man für Fische, die in mehr als ungefähr 8—10 m Tiefe zu leben pflegen, bei ihnen etwa vorhandene rote oder gelbe Farben als Schmuckfarben auffassen, so wäre das nur möglich, wenn nachzuweisen wäre, daß diese Fische in gewissen Lebensperioden, etwa in der Laichzeit, bei Tage nahe an die Wasseroberfläche kommen, denn nur unter diesen Bedingungen könnten ihre Färbungen den Artgenossen ähnlich erscheinen wie uns in Luft.

Ein weiterer Umstand, der einer der unsrigen ähnlichen Farbenwahrnehmung in Wasser bis zu einem gewissen Grade entgegensteht, liegt in Folgendem: Regnard (1891) fand bei messenden Untersuchungen über die Abnahme der Lichtintensität in verschieden dicken Meeresschichten, daß bereits innerhalb des ersten Meters unter der Oberfläche die Lichtintensität beträchtlich abnimmt. Diese Lichtstärken-Verminderung bedingt eine entsprechende Zunahme der Dunkeladaptation des Sehorgans; daß auch im Fischauge adaptative Vorgänge von ähnlicher Art wie im menschlichen sich abspielen, habe ich früher durch messende Untersuchungen nachgewiesen. Je mehr wir aber dunkeladaptiert sind, desto weißlicher erscheinen uns ceteris paribus farbige Lichter, desto ungünstiger werden also auch hierdurch die Bedingungen für die Wahrnehmung von Farben unter Wasser. Dieser Umstand wirkt somit in ähnlichem Sinne wie der erste und bedingt, daß schon in einer Tiefe von einigen Metern auch einem farbentüchtigen Auge die dort noch nicht absorbierten farbigen Strahlungen mehr oder weniger mit Grau verhüllt („ungesättigt“) erscheinen müssen.

Da mit zunehmender Schichtdicke auch die kurzwelligen Strahlen eine merkliche Intensitätsverminderung erfahren, so ist für die Fische, wenn sie von der Oberfläche in die Tiefe tauchen, ihre Fähigkeit der Adaptation an die dort zunehmend geringeren Lichtstärken natürlich von größter biologischer Bedeutung. Das Netzhautpigment zieht sich mit zunehmender Dunkelheit immer mehr zurück, so daß die percipierenden Elemente nicht mehr von ihm

eingehüllt sind und die hier wesentlich in Betracht kommenden kurzwelligen Strahlen ausgiebig zur Wirkung kommen können. Steigen die Fische zur Oberfläche und gelangen somit in Gebiete mit größerer Lichtstärke, so erfolgt die Anpassung an letztere zum großen Teile schon durch die physiologische Helladaptation; dazu gesellt sich die Vorwanderung des retinalen Pigments, die, wie ich in messenden Untersuchungen zeigte, im wesentlichen so wirkt wie Vorsetzen eines passenden gelben Glases vor das Auge; sie gewährt einen ausgiebigen Schutz insbesondere gegen die kurzwelligen Lichter.

Bei Erörterung der Fragen nach Färbung und Farbensehen der Fische haben die hier entwickelten physikalischen und physiologischen Gesichtspunkte bisher keine Berücksichtigung gefunden. Sie lehren, daß infolge der starken Absorption, die langwellige Lichter schon durch Wassersäulen von mäßiger Dicke erfahren, das Gebiet, innerhalb dessen rote und gelbe Farben von einem farbentüchtigen Auge in Wasser ähnlich wie von uns in Luft wahrgenommen werden können, auf eine wenige Meter tiefe Schicht unter der Wasseroberfläche beschränkt ist. Schon in Tiefen von mehr als 8—10 m sieht auch der Farbentüchtige die wahrnehmbaren Gegenstände vorwiegend in verschiedenen Schattierungen von Blau bzw. Grün bis Grau und hat somit keinen großen Vorteil vor einem total Farbenblinden, der dort die Gegenstände in entsprechend verschieden hellem oder dunklem Grau wahrnimmt.

Auch hinsichtlich der Frage, ob vielleicht für das Aufsuchen der Nahrung ein Farbensinn den Fischen von wesentlichem Vorteil sein könne, ergibt sich, daß farbentüchtigen Fischen, die durchschnittlich in Tiefen von mehr als 8—10 m leben, die als Nahrung in Betracht kommenden Gegenstände vorwiegend mehr oder minder hell blau bis grün bzw. grau erscheinen würden, ein farbentüchtiges Auge also wiederum keinen großen Vorteil vor dem total farbenblinden hätte. Es kann also nur die Frage sein, ob für solche Fische, die nahe der Wasseroberfläche ihrer Nahrung nachgehen, ein Farbensinn zur Unterscheidung verschiedener Futterobjekte von wesentlichem Werte sein dürfte. Tatsachen, die für eine solche Möglichkeit sprechen, liegen bisher meines Wissens nicht vor. Es ist ja bekannt, daß von einem Teile der Angler die Frage nach dem Werte farbiger Köder nachdrücklich bejaht wird; aber ich habe andrerseits schon früher berichtet, daß mir aus Anglerkreisen ebenso nachdrücklich versichert wird, die Farbe des Köders sei ohne jeden Einfluß auf das Fang-

ergebnis. Auch die von Laien in der Farbenlehre angestellten Fütterungsversuche, aus welchen man auf Farbensinn bei Fischen hat schließen wollen, sprechen, wie ich früher zeigte, nicht sowohl für als gegen die Annahme eines solchen. Meine eigenen mit farbigem Futter und farbigen Attrapen angestellten Versuche ergaben übereinstimmend, daß auch hier die bisher untersuchten Fische sich so verhalten, wie total farbenblinde Menschen sich unter entsprechenden Bedingungen verhalten würden. —

Aus den mitgeteilten Tatsachen folgt, daß Tiere, die sich dauernd in Tiefen von mehr als etwa 8—10 m unter der Wasseroberfläche aufhalten, von dem Auftreten eines Farbensinnes keinen ersichtlichen Vorteil haben würden; auch für die etwas näher an der Oberfläche lebenden wäre ein dem unsrigen ähnlicher Farbensinn von geringerer Bedeutung als für Lufttiere.

Zusammenfassung.

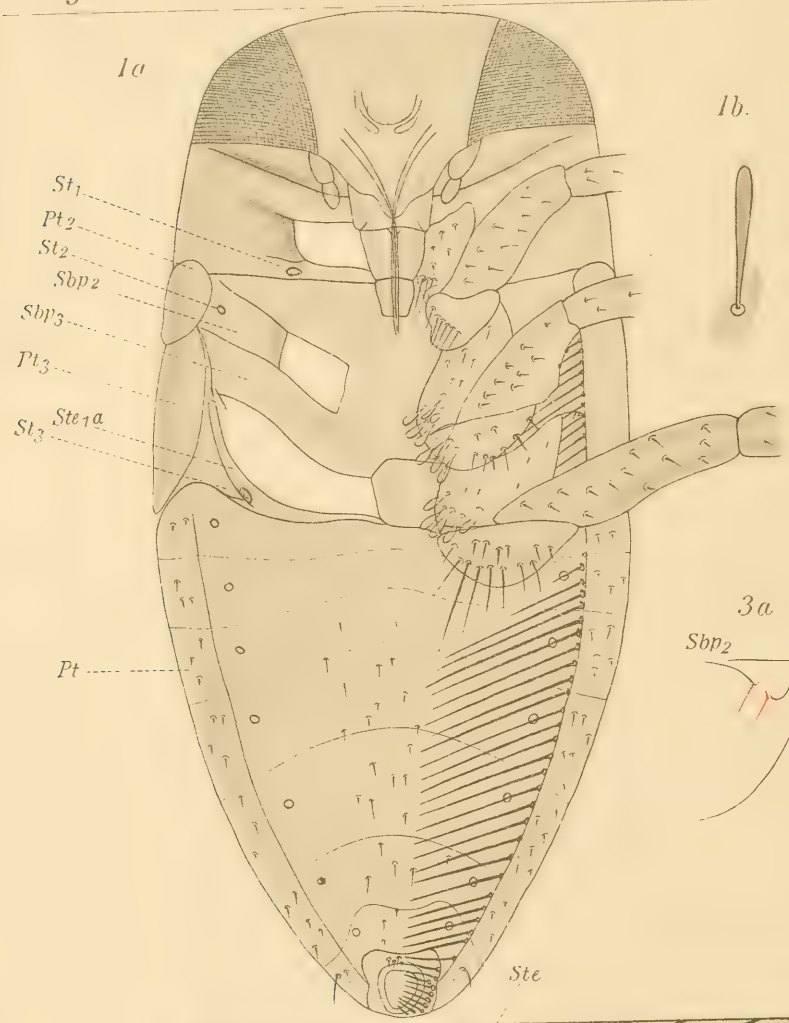
Unter den Angaben, die v. Frisch als Stütze seiner Annahme eines Farbensinnes bei Fischen aufführt, sind die von ihm zitierten Behauptungen Bauer's von mir sämtlich als falsch nachgewiesen. v. Frisch's Versuche an *Crenilabrus* sind schon deshalb nicht zu verwerten, weil versäumt wurde, unerläßliche Kontrollversuche anzustellen. Die Versuche an Ellritzen sind einesteils mit unzulänglichen Methoden angestellt, anderenteils gehen sie von der nachweislich unrichtigen Annahme aus, daß die Fische die kleinsten von ihnen wahrgenommenen Helligkeitsunterschiede des Grundes in entsprechenden Verschiedenheiten ihres Aussehens zum Ausdrucke bringen.

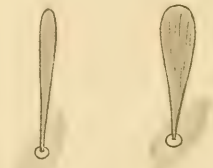
Die bisherigen Versuche, einen Farbensinn bei Fischen nachzuweisen, sind ausnahmslos ohne Kenntnis der Farbenlehre angestellt; unter den mitgeteilten Tatsachen ist keine, die das Vorkommen eines Farbensinnes bei Fischen auch nur wahrscheinlich machen könnte, ein ansehnlicher Teil derselben spricht viel mehr gegen als für das Vorhandensein eines solchen.

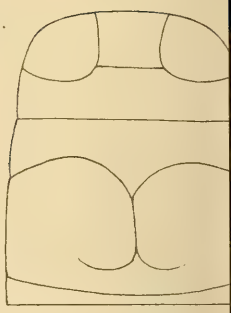
Bei dem wiederholten Versuche, die Annahme eines Farbensinnes bei Fischen durch Hinweis auf deren Färbung zu stützen, ist wesentlichen physikalischen und physiologischen Umständen nicht genügend Rechnung getragen. Für die in Wasser lebenden Tiere sind schon infolge der Färbung, die das Wasser bereits in Schichten von wenigen Metern zeigt, die biologischen Bedingungen der Entwicklung eines Farbensinnes im allgemeinen weniger günstig als für die in Luft lebenden.

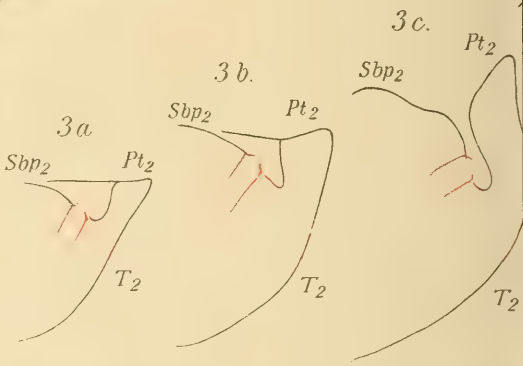
In allen bisher mit den Methoden der wissenschaftlichen Farbenlehre durchgeführten Untersuchungen des Lichtsinnes bei Fischen wie auch bei anderen Wassertieren verhielten diese sich durchweg so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind wie die eines total farbenblinden Menschen. Im Hinblicke auf die oben erörterten optischen Verhältnisse stellt sich diese Eigentümlichkeit des Lichtsinnes bei den fraglichen Tieren als vortreffliche Anpassung an die besonderen Bedingungen des Wasserlebens dar.

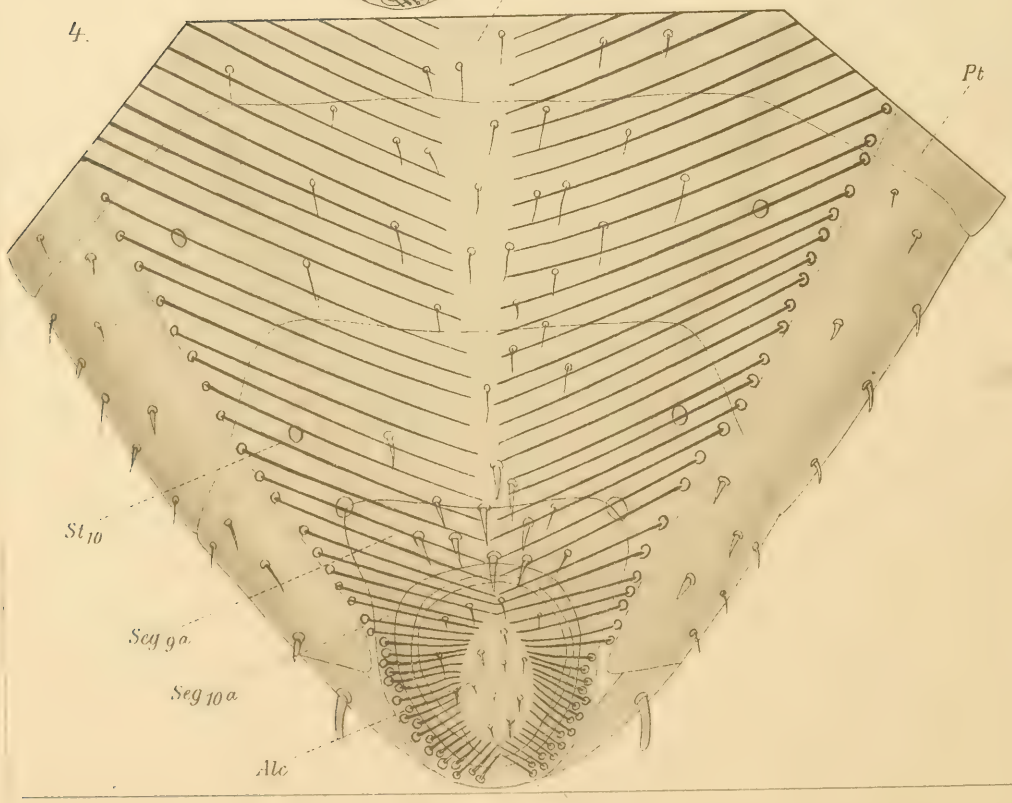
G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

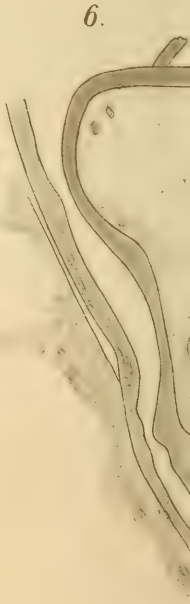

1a
St1
Pt2
St2
Sbp2
Sbp3
Pt3
St3
Ste1a
Pt
Ste

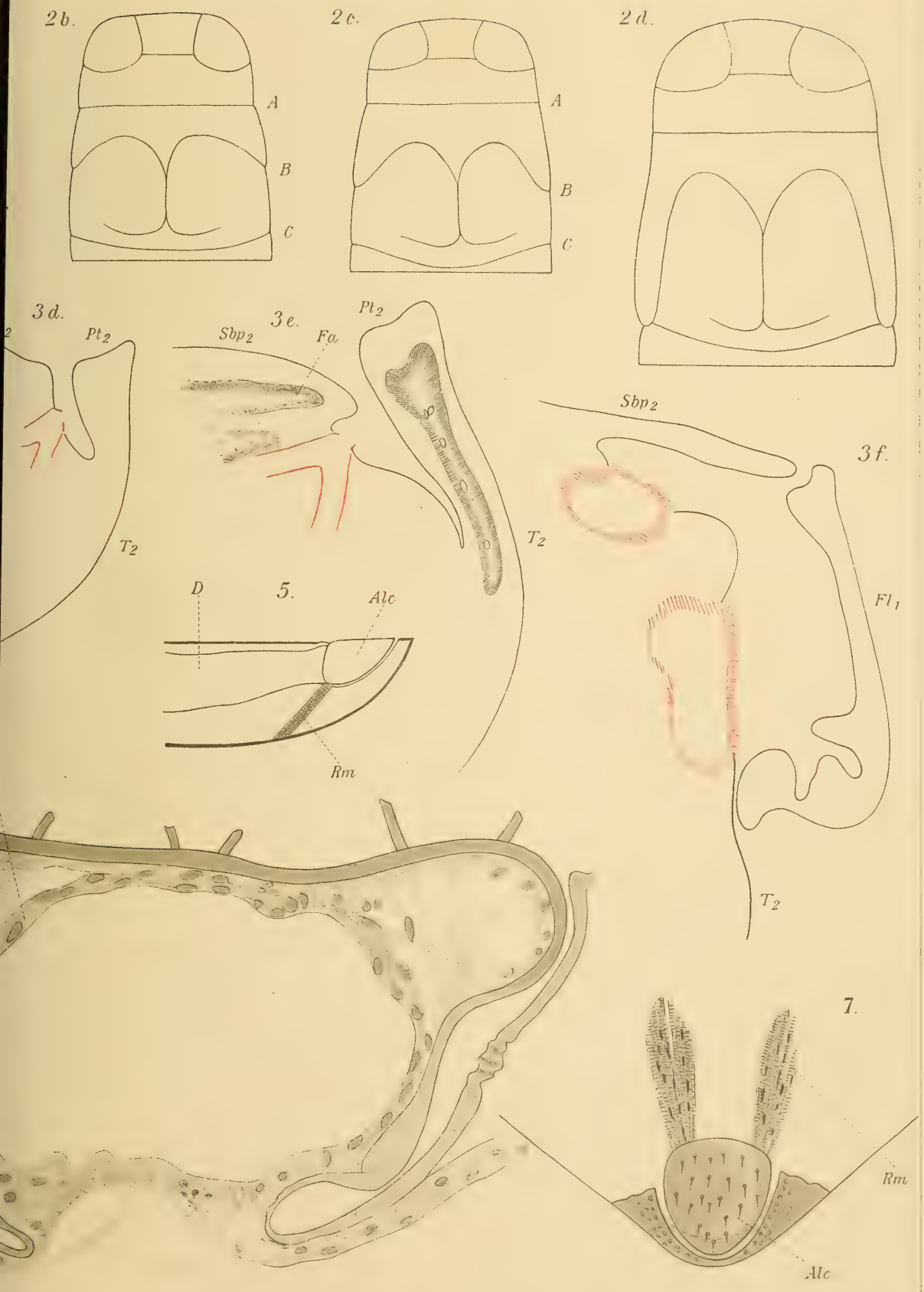

1b.
1c.


2a.


3a
Sbp2
Pt2
T2
3b.
Sbp2
Pt2
T2
3c.
Pt2
Sbp2
T2


4.
Pt
St10
Seg 9a
Seg 10a
Alc

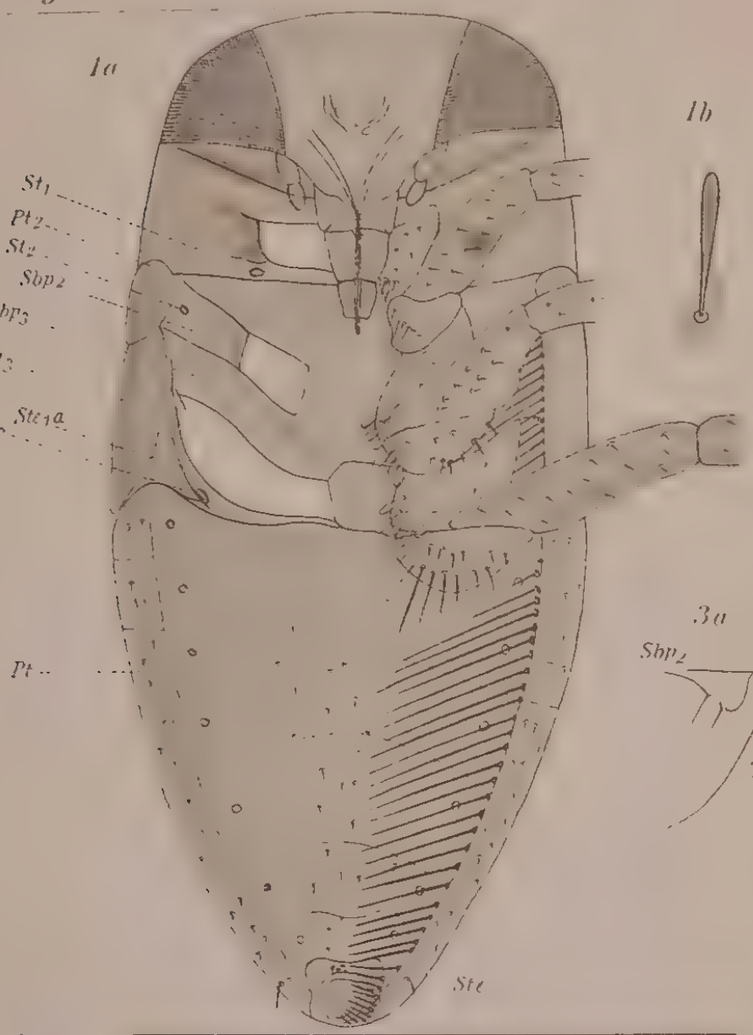

6.



cher in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

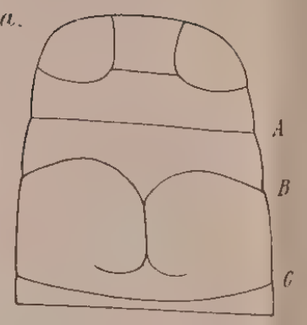
1a



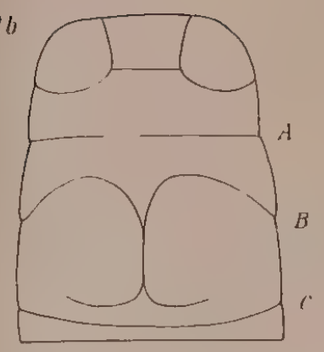
1b

1c

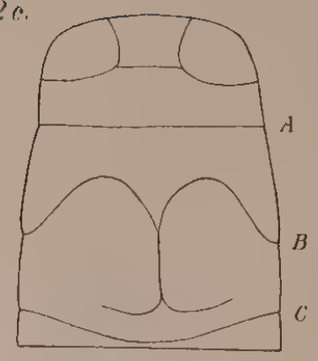
2a.



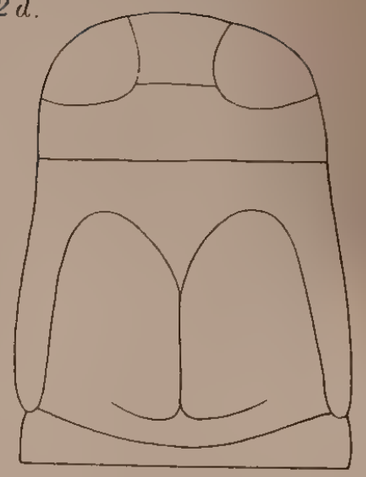
2b



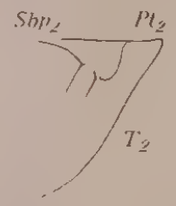
2c.



2d.



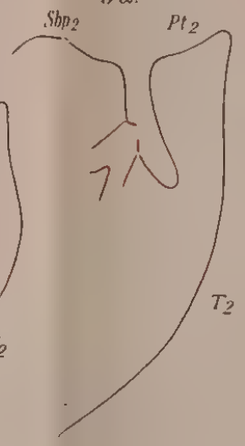
3a



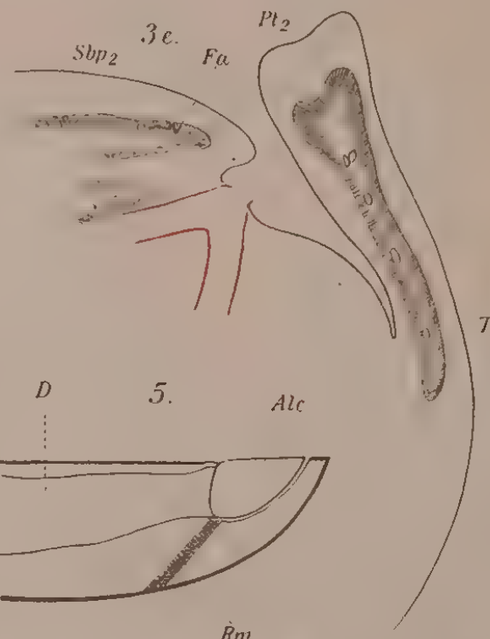
3b.

3c.

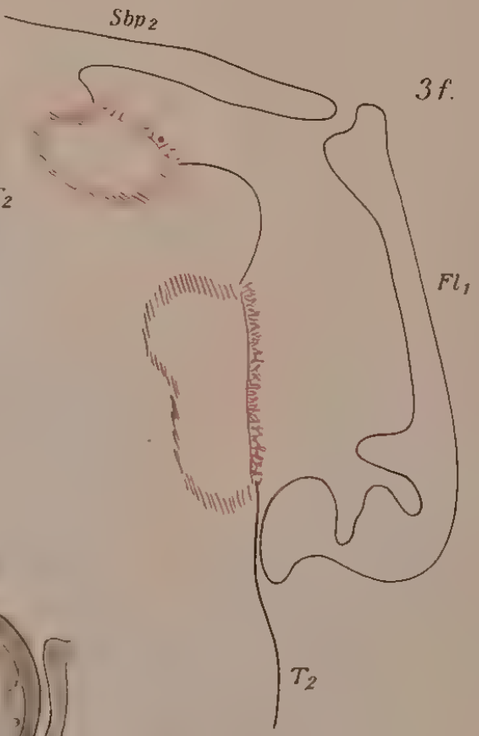
3d.



3e.

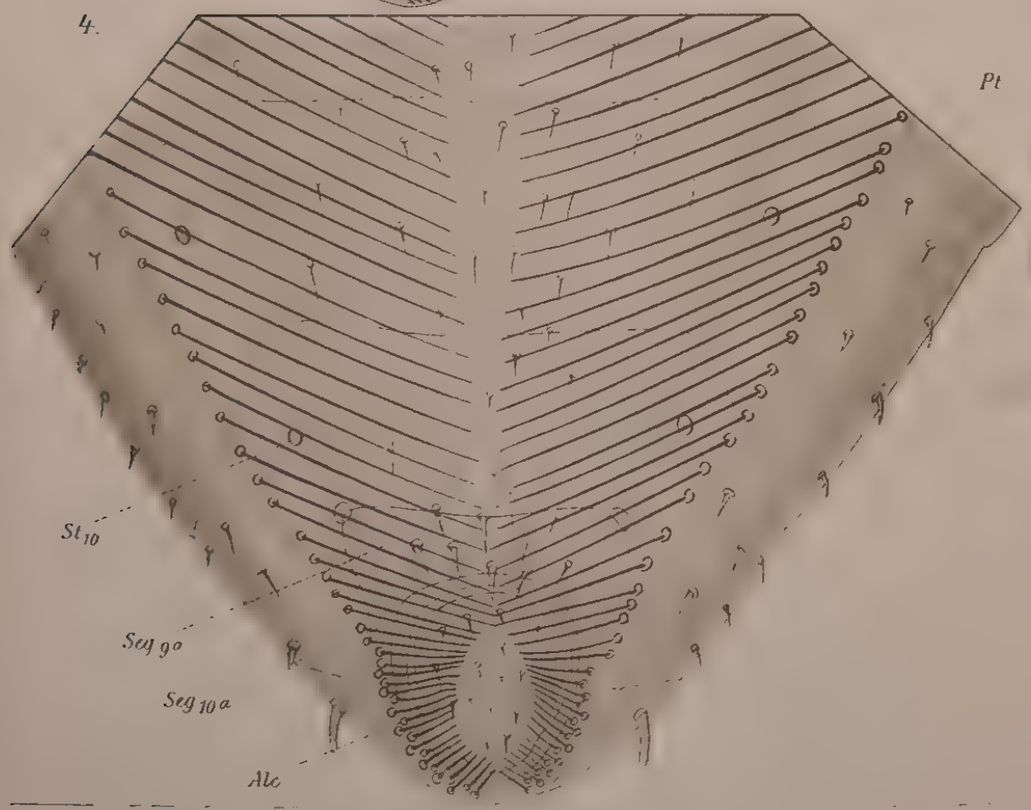


3f.

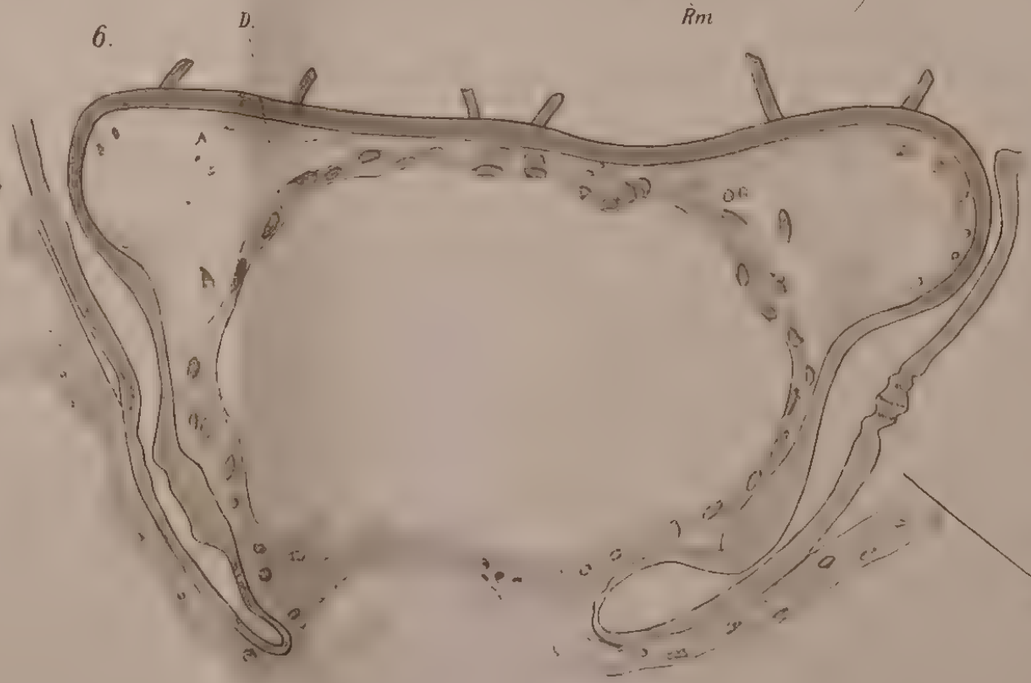


5.

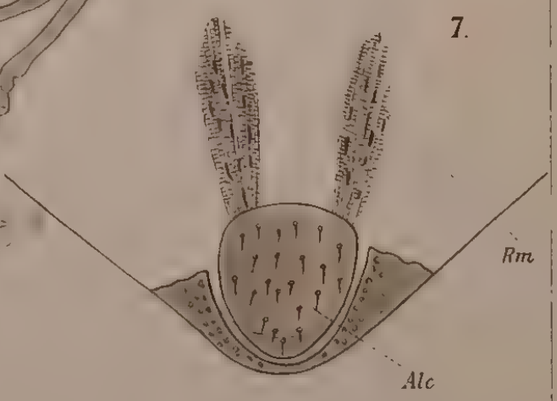
4.



6.



7.



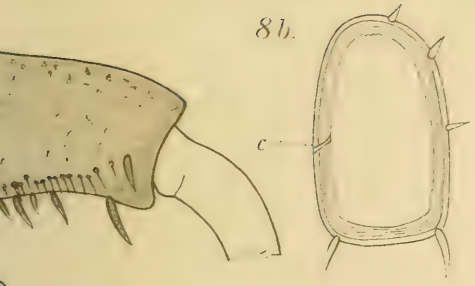
Hoppe gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith Anst. v Johannes Arndt, Jena.

8 a.
c
d
9 a.
Ste1a
St3
Ste2a
9 b.
Ste1a
St3
Ste2a
Sbp3
Cx3
11 c.
Ste1a
G
Sbp3
Cx3
Pt3
11 b.
Ste1a
G
T3
11 a.
Cx3
G
T3
10
Ste2
Pt2
Sbp2
Sbp3
Pt3
Ste1a
St3
St4
13.
Fl1
Fl2
Sbp2
H1
St2
Sbp3
H2
St3

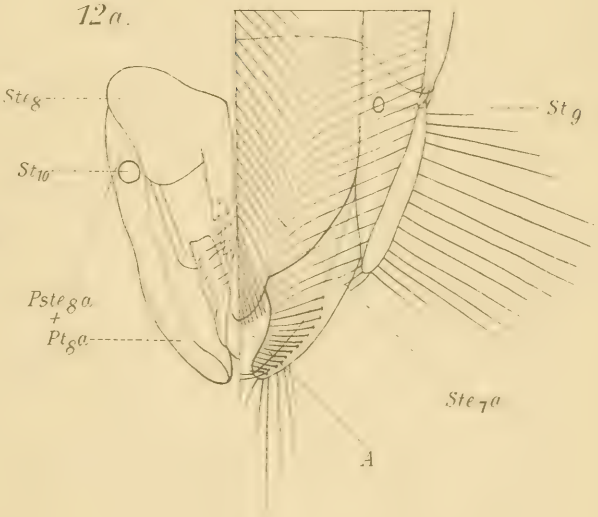
8b.



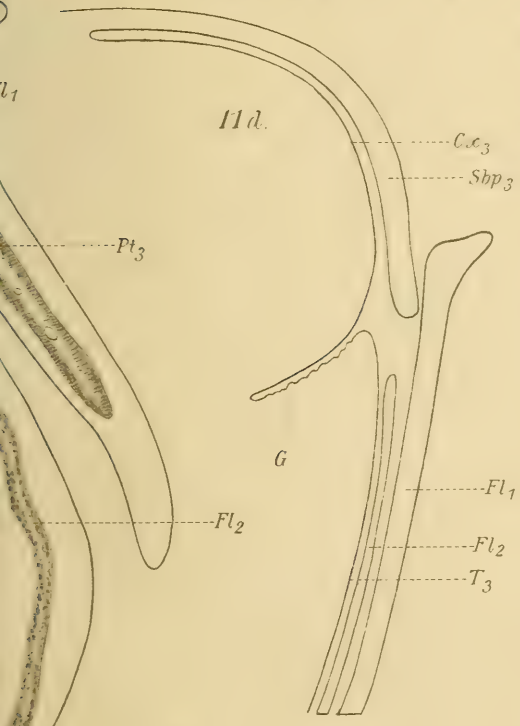
8c.

8d.

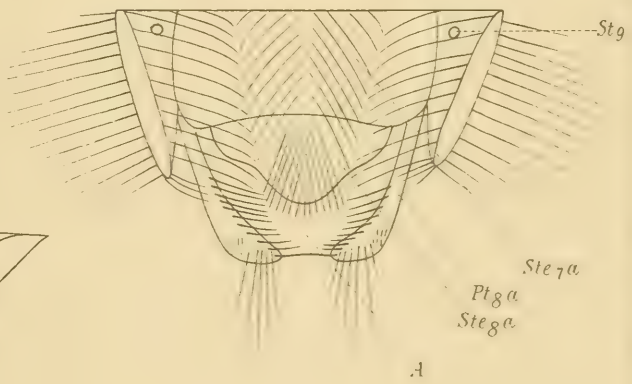
12a.



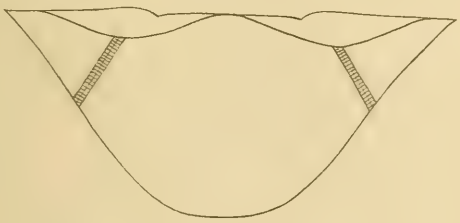
11d.



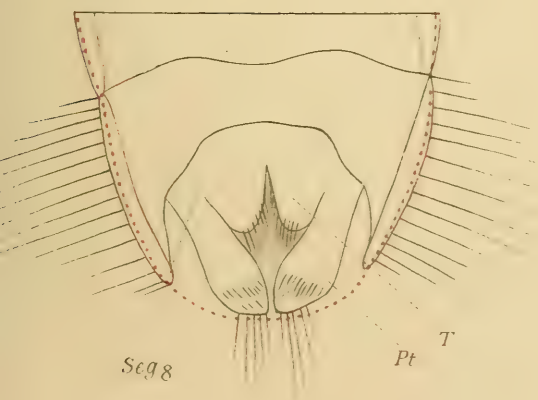
12b.



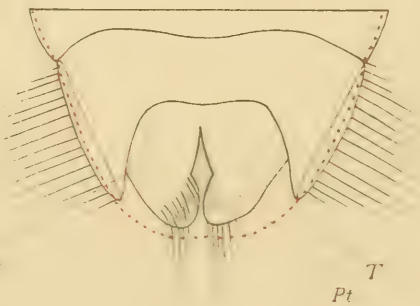
14.



15a.



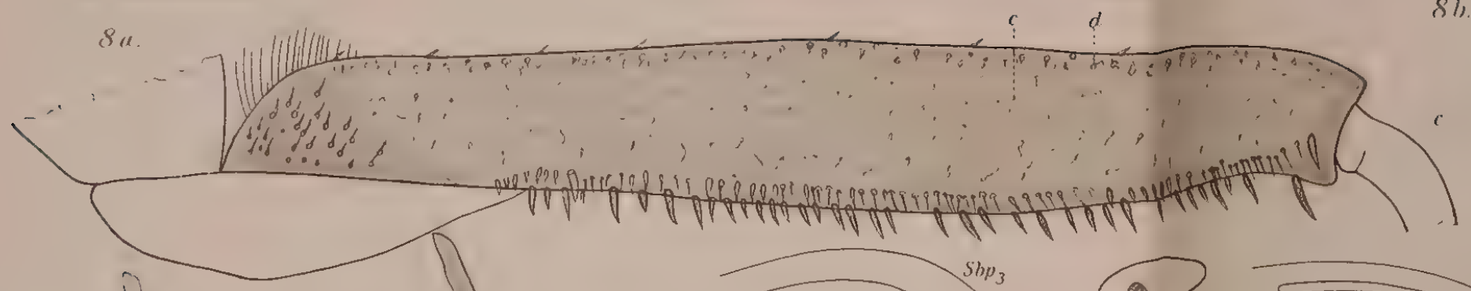
15b.



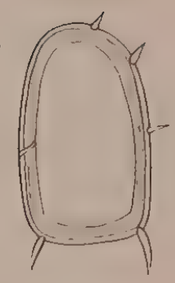
er in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

8a.

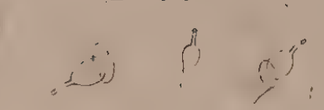


8b.

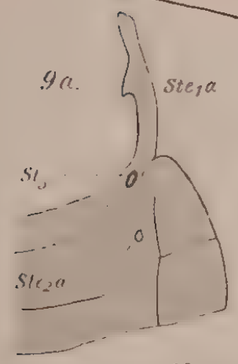


8c.

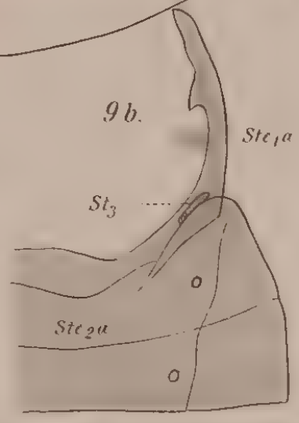
8d.



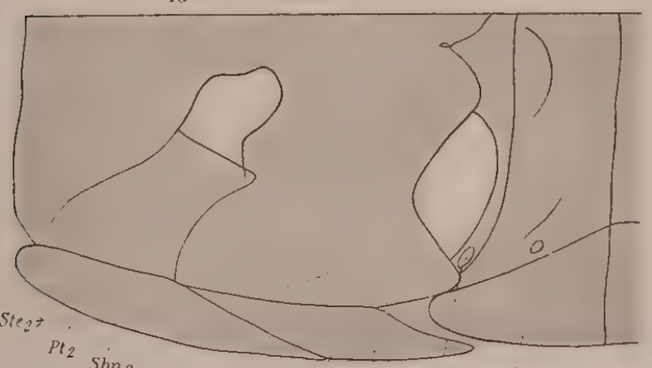
9a.



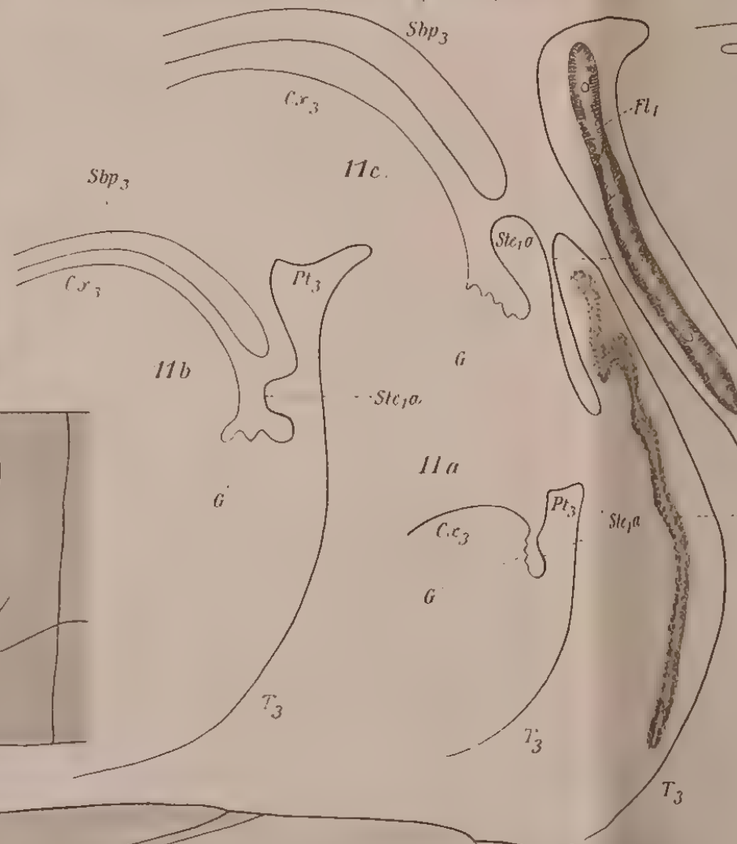
9b.



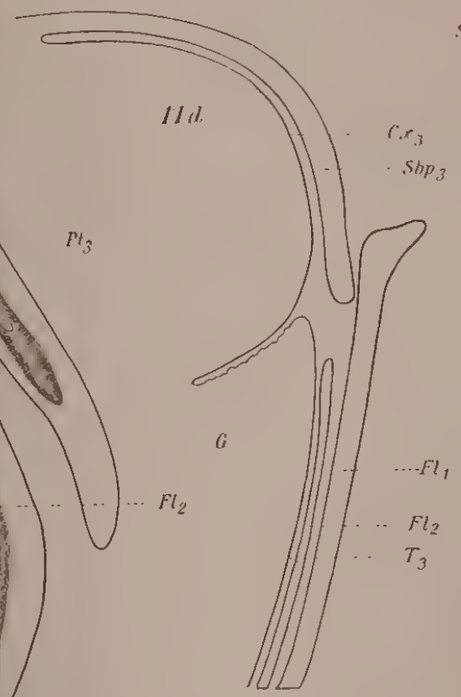
10



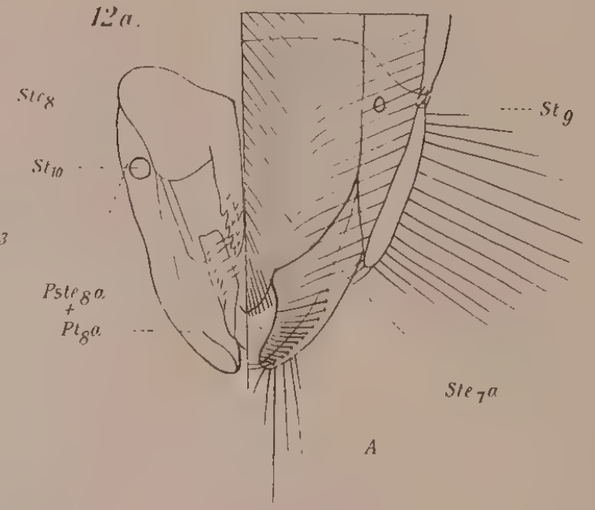
11c.



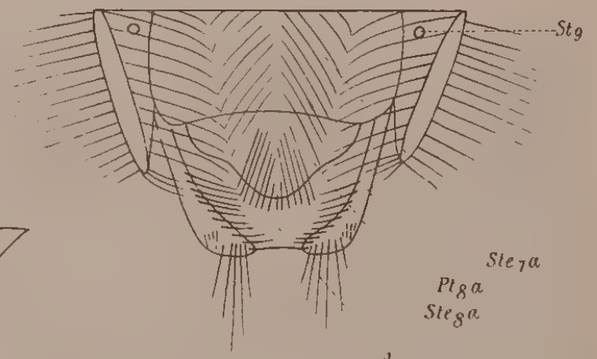
11d.



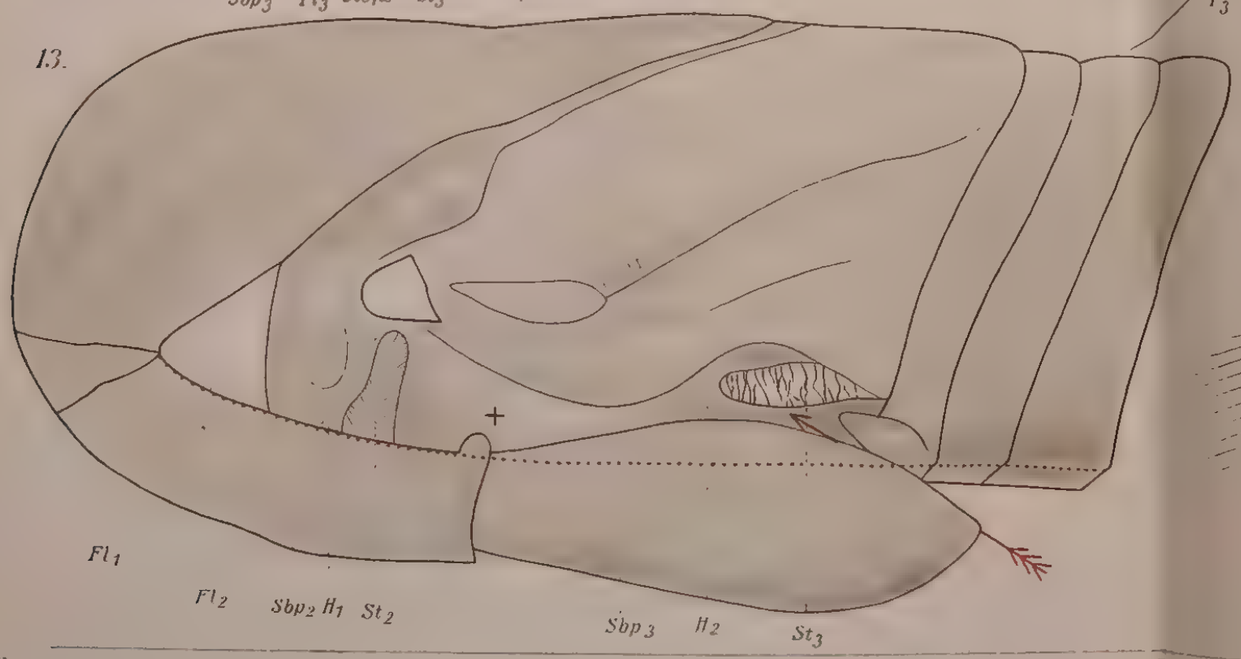
12a.



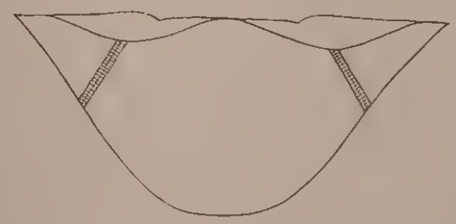
12b.



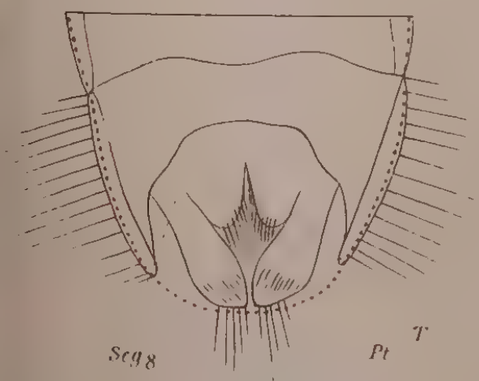
13.



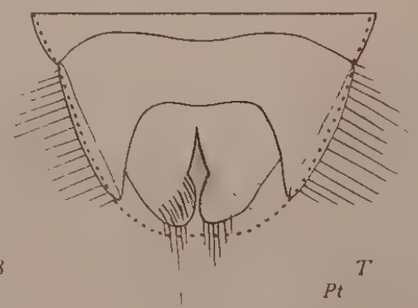
14.



15a.



15b.



Hoppe gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v Johannes Arndt, Jena.

Fig. 1.

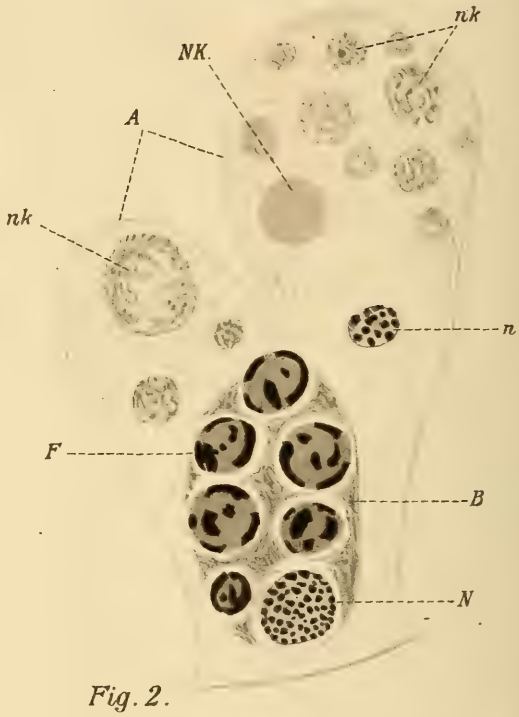


Fig. 2.

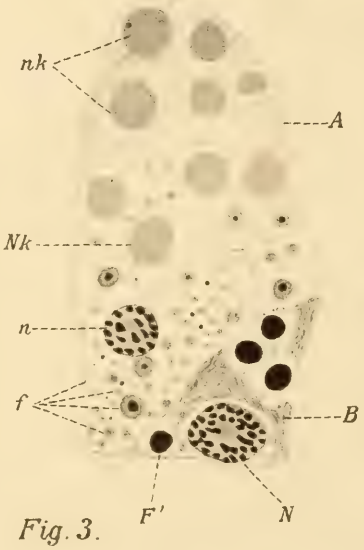


Fig. 3.

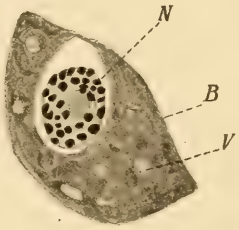


Fig. 4.

Fig. 5.

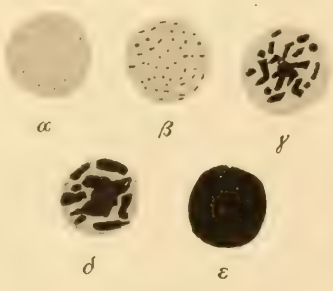


Fig. 6.

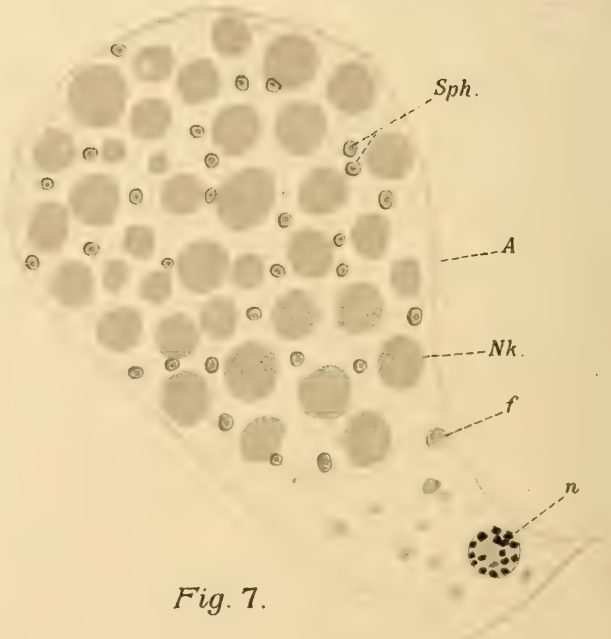


Fig. 7.

g. 8.

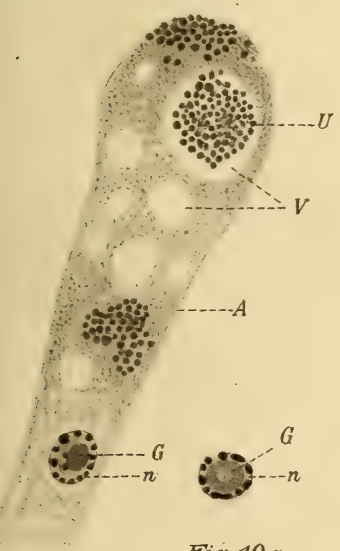


Fig. 10a.

ig. 10.

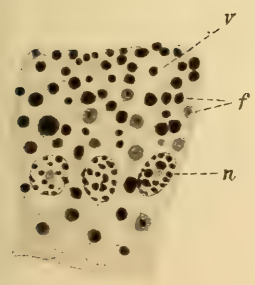


Fig. 13.

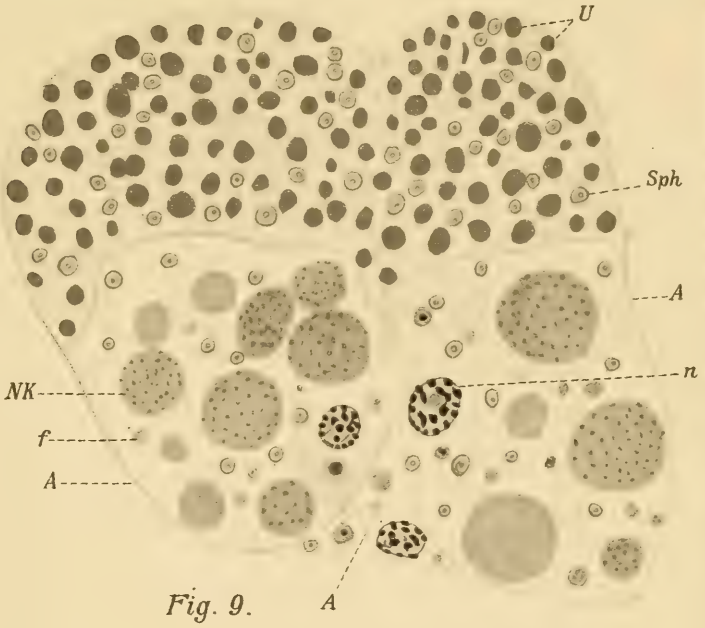


Fig. 9.

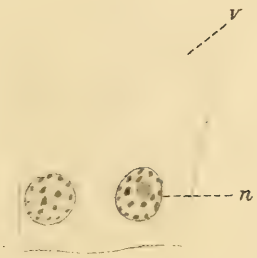


Fig. 11.

Fig. 12.

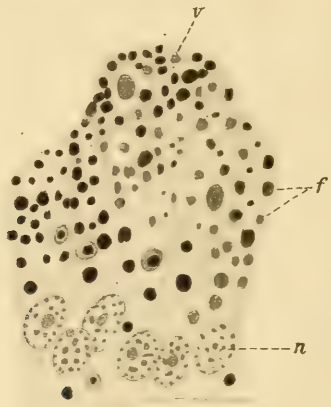


Fig. 14.

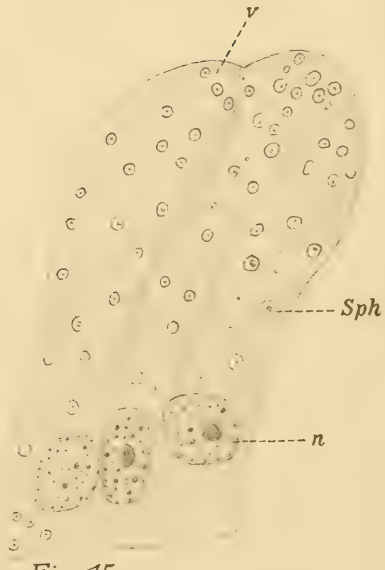


Fig. 15.

r in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

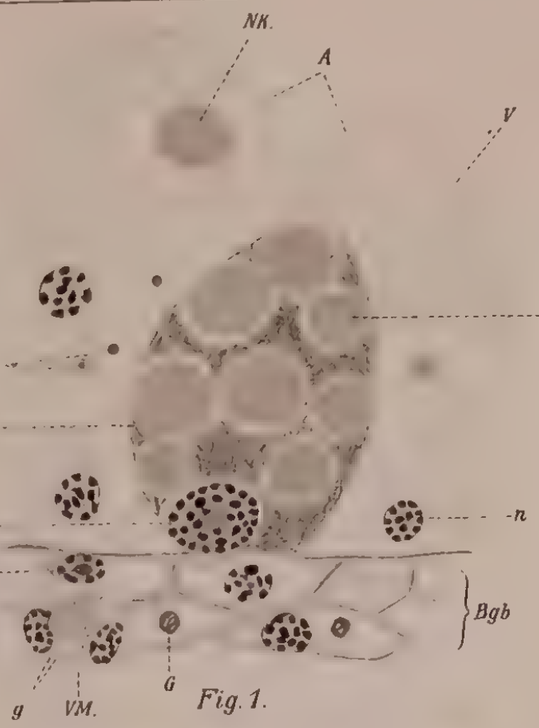


Fig. 1.

Fig. 2.

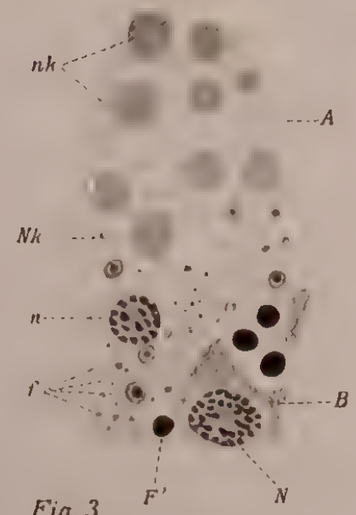


Fig. 3.

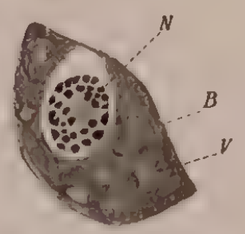


Fig. 4.

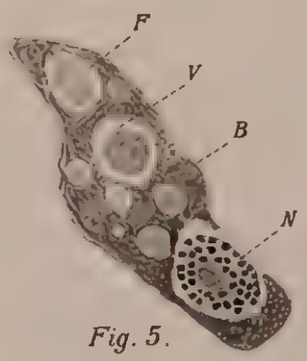


Fig. 5.

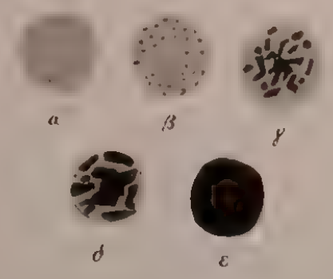


Fig. 6.

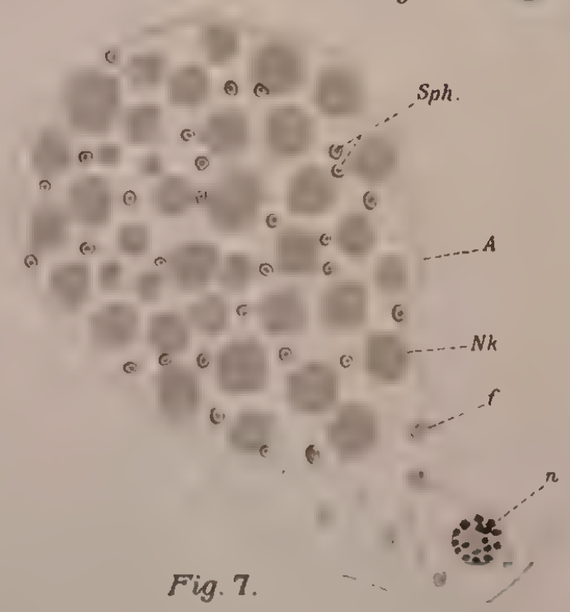


Fig. 7.

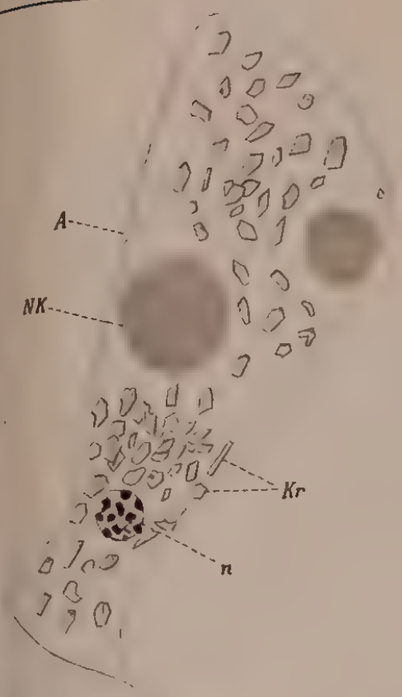


Fig. 8.

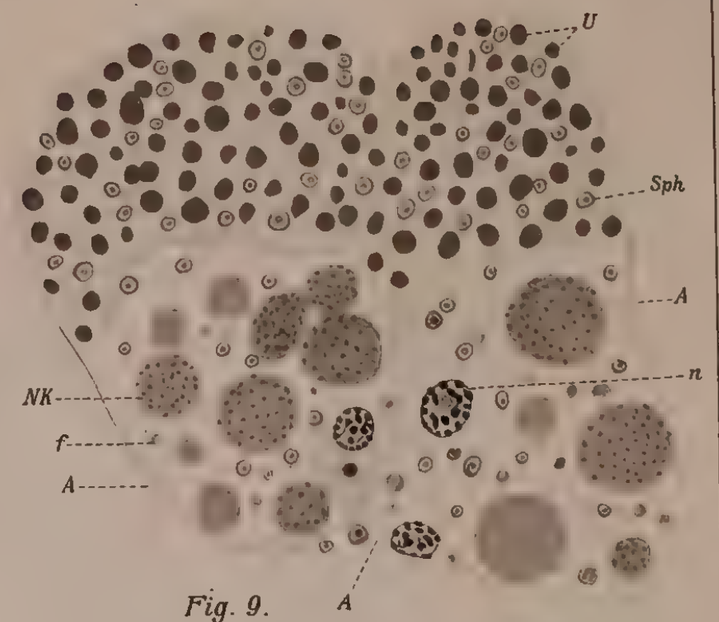


Fig. 9.

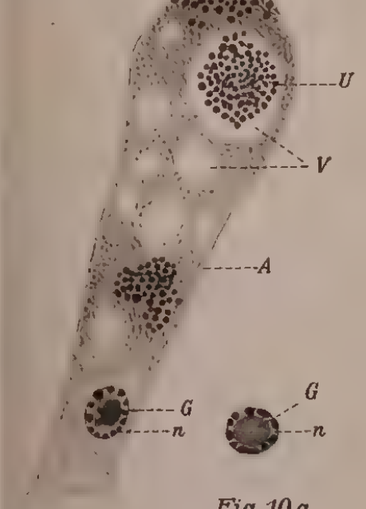


Fig. 10.

Fig. 10a.

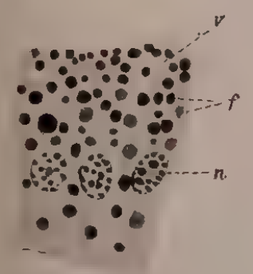


Fig. 13.

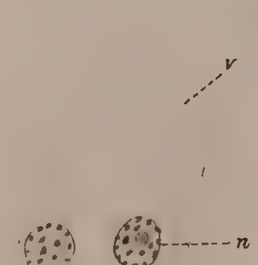


Fig. 11.

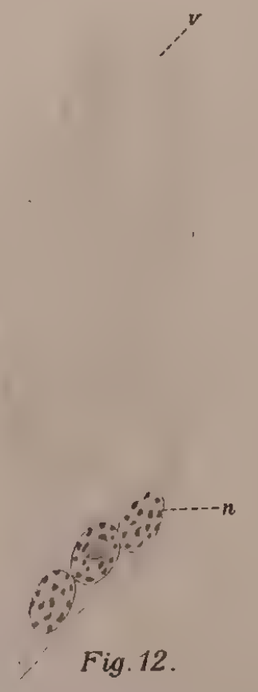


Fig. 12.

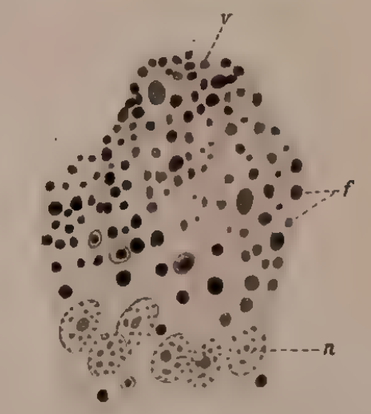


Fig. 14.

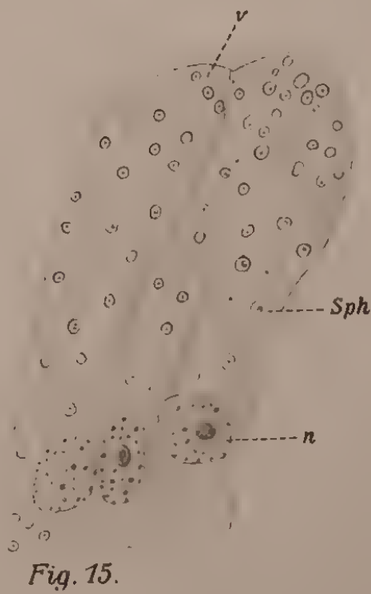
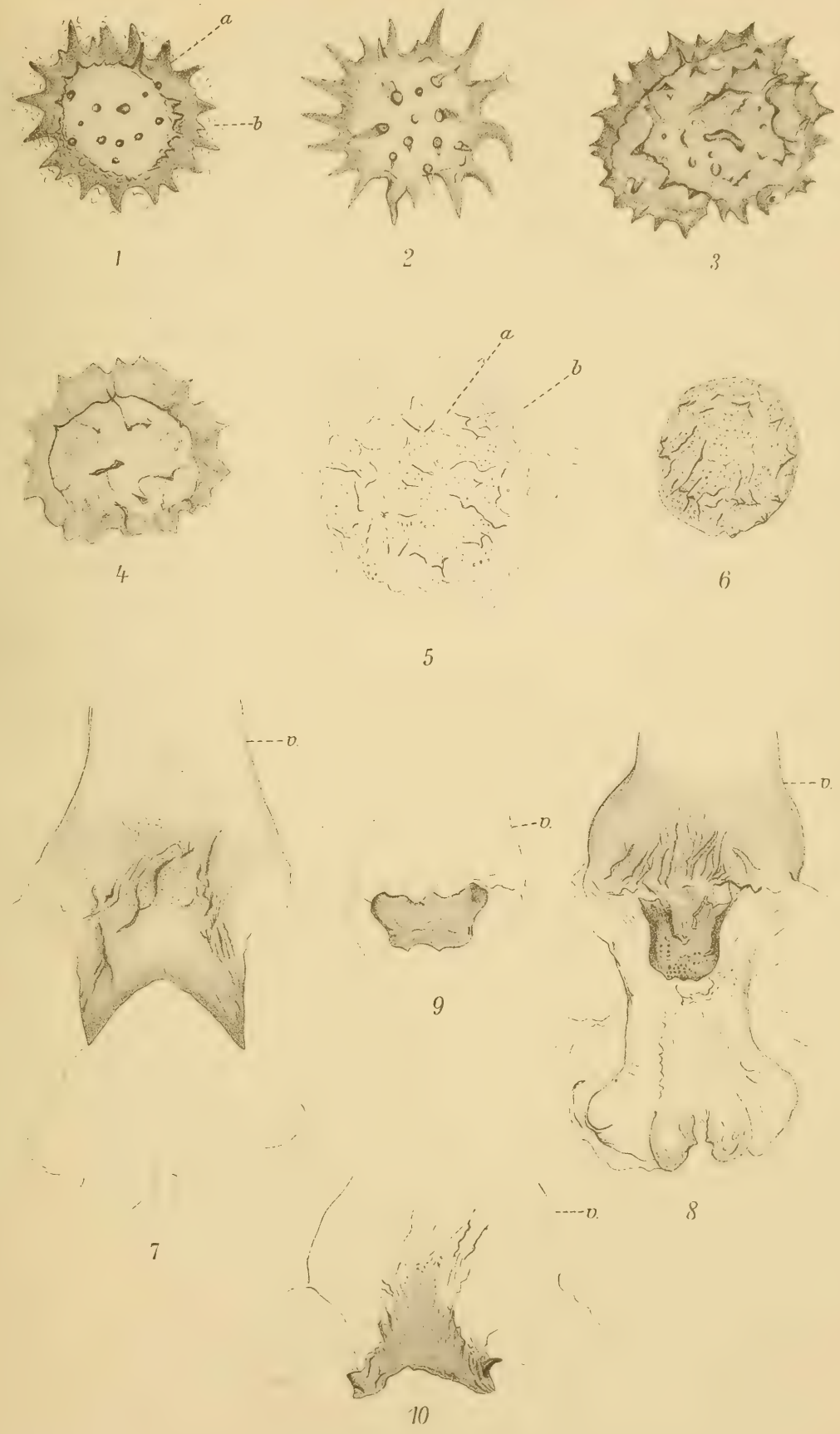


Fig. 15.


a
b
1
2
3
4
a
b
5
6
v.
7
v.
9
v.
8
v.
10

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Neueste Veröffentlichungen:

Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung.

Von Prof. **Johannes Meisenheimer.**

Zweiter Beitrag:

Über den Zusammenhang zwischen Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei Fröschen.

Mit 20 Figuren im Text.

(Sonderabdruck aus „Festschrift zum 60. Geburtstage von Prof. Dr. J. W. Spengel, Gießen. Band III.")

1912. Preis: 1 Mark.

Früher erschien:

Erster Beitrag: Ueber den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. Mit 2 Tafeln und 55 Figuren im Text. 1909. Preis: 6 Mark 50 Pf.

„Naturwissenschaftliche Rundschau" 1909, Nr. 45, 11. November.

. . . Jetzt liegen jene Untersuchungen über die Regeneration der Geschlechtsorgane sowie der Flügel der Schmetterlinge in vortrefflicher Ausstattung zusammengefaßt vor . . . „Kaum können wohl schärfere Beweise, als sie die geschilderten Beobachtungen enthalten, dafür erbracht werden, daß Ausbildung wie Betätigung der psychischen Sexualcharaktere völlig unabhängig von einer Beeinflussung seitens der Geschlechtsdrüsen oder anderer Teile des Genitalapparates sich vollziehen. Eine Wechselwirkung zwischen primärem Geschlechtsapparat und Geschlechtsinstinkten besteht in keiner Form und in keinem Grade." Am Schlusse behandelt Verf. nach verschiedenen allgemein-biologischen Exkursen die Frage, was nun eigentlich bestimmend für die Entwicklung der männlichen oder weiblichen primären und sekundären Sexualcharaktere sei, und das Ergebnis ist, die Ursache müsse in der jungen Keimzelle gesucht werden. Damit ist auch ein Berührungspunkt mit der hochinteressanten Frage der Geschlechtsbestimmung, insbesondere mit den Hertwigschen Ideen hierüber gegeben. Obwohl wir noch nicht wissen, mit welchen Fragen sich die folgenden Beiträge des Herrn Meisenheimer befassen werden, sehen wir ihnen doch mit Spannung entgegen. V. Franz.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer „Valdivia" 1898—1899.

Im Auftrage des Reichsamtes des Innern herausgegeben von **Carl Chun,** Professor der Zoologie in Leipzig, Leiter der Expedition.

XVII. Band. Heft 1: **Die gestielten Crinoiden der deutschen Tiefsee-Expedition.** Von Dr. Ludwig Döderlein, Prof. an der Universität Straßburg i. Els. Mit 12 Tafeln und 9 Figuren im Text. 1912.
Einzelpreis: 26 Mark [Vorzugspreis: 22 Mark].

XX. Band. Heft 2: **Paguriden.** Von Dr. Heinrich Balß. Mit 5 Tafeln, 26 Figuren u. 1 Karte im Text. 1912. Einzelpreis: 14 Mark [Vorzugspreis: 11 Mark].

Die bis jetzt bekannten Larven von Thrombidiidae und Erythraeidae

mit besonderer Berücksichtigung der für den Menschen schädlichen Arten von Dr. **A. C. Oudemans.** Mit 57 Abbildungen im Text. (Zoolog. Jahrb., Suppl. 14, erstes Heft.) 1912.
Preis: 9 Mark.

Seit Januar 1912 erscheint:

HANDWÖRTERBUCH DER NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgegeben von

Prof. Dr. **E. Korschelt**-Marburg (Zoologie), Prof. Dr. **G. Linck**-Jena (Mineralogie und Geologie), Prof. Dr. **Oltmanns**-Freiburg (Botanik), Prof. Dr. **K. Schaum**-Leipzig (Chemie), Prof. Dr. **H. Th. Simon**-Göttingen (Physik), Prof. Dr. **M. Verworn**-Bonn (Physiologie) und Dr. **E. Teichmann**-Frankfurt a. M. (Hauptredaktion).

Dieses Werk, das in den Fragen der Naturwissenschaft

zuverlässige und wissenschaftliche Kenntnisse

nach dem neuesten Stande der Forschung vermittelt, wird dazu beitragen, die verschiedenen Zweige dieser umfangreichen Wissenschaft wieder einander näher zu bringen, und ebenso allen denen, die nach tieferer Erkenntnis der Natur verlangen, eine dauernd bereite Quelle der Aufklärung sein. Es setzt sich zur Aufgabe, die Kontinuität und Einheitlichkeit naturwissenschaftlichen Forschens und Lehrens, die heute ernstlich in Frage gestellt sind, zu fördern und zu bewahren. In 10 starken Bänden wird

das gesamte Gebiet der Naturforschung

von der Physik bis zur Anthropologie und experimentellen Psychologie in einzelnen in sich geschlossenen und erschöpfenden Aufsätzen behandelt.

In alphabetischer Gliederung ist der gewaltige Stoff in einzelne Artikel aufgeteilt, damit jeder das Gesuchte ohne Mühe findet. Für jedes einzelne Gebiet wurde der Stoff unter solche Stichwörter geordnet, unter denen jeder Interessent die Materie suchen wird und die sich zu einer zusammenfassenden Darstellung eines nicht zu kleinen und nicht zu großen Gebietes eignen. Für eine

gute Durchführung der großen Aufgabe

bürgen die Namen des obengenannten Redaktionskollegiums.

Eine **große Anzahl von instruktiven Abbildungen**

wird den Text begleiten und erläutern. Die einzelnen Beiträge sind mit einer kurzen Inhaltsübersicht versehen, die das Auffinden bestimmter Fragen erleichtert. Am Schluß jedes Artikels wird die Literatur angegeben, mit Hilfe deren ein Eindringen auch in die speziellsten Probleme und deren Behandlung möglich ist. Jeder Beitrag ist mit dem Namen des Verfassers unterzeichnet. Der letzte Band des ganzen Werkes wird ein genaues und ausführliches Gesamtregister enthalten.

Für wen ist das Handwörterbuch bestimmt?

In erster Linie wird der **Forscher** danach greifen, der sich auf den seiner eigenen Wissenschaft benachbarten Zweigen Rats zu holen wünscht; weiter wird der **Lehrer** den Stoff für seinen Unterricht nirgends so gedrängt und übersichtlich beisammen finden wie hier; je länger je mehr werden auch **Mediziner, Juristen** und **Nationalökonomen,** besonders aber **Techniker** und **Ingenieure** die Notwendigkeit empfinden, sich eingehende Kenntnis der Naturwissenschaften zu eigen zu machen und gegebenenfalls ein Werk an der Hand zu haben, das ihnen in jeder beliebigen naturwissenschaftlichen Frage Auskunft erteilt. So wird das Werk vielfach auch von unmittelbar praktischer Bedeutung sein. Für alle **Gebildeten** schließlich wird es keine bessere Gelegenheit geben, das Verlangen nach gediegener und zuverlässiger naturwissenschaftlicher Belehrung zu befriedigen, als hier.

In 3 bis 4 Jahren soll das Werk fertig vorliegen.

Das Werk wird zunächst in Lieferungen ausgegeben und etwa 80 Lieferungen umfassen zum Preise von je 2 Mark 50 Pf.; das Ganze wird in 10 Bänden vollständig und Einbanddecken werden sofort nach Abschluß jedes Bandes erhältlich sein. Der Preis des ganzen Werkes wird etwa 200 Mark, in 10 Halbfranzbänden gebunden etwa 230 Mark betragen.

Probeheft (2 Bogen) **kostenfrei! — Lieferung 1 zur Ansicht!**

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

THE LIBRARY
SMITHSONIAN
INSTITUTION

SMITHSONIAN INSTITUTION THE LIBRARY

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00805 1088